

**UNIVERSIDAD DE PANAMA  
VICERRECTORIA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO  
MAESTRIA EN ENTOMOLOGIA**

**RIQUEZA DE INSECTOS FORMADORES DE AGALLAS EN DOS ZONAS  
ECOLOGICAS TROPICALES**

**POR:**  
**ENRIQUE MEDIANERO** *Segundo*

**REPUBLICA DE PANAMA  
ENERO 1999.**

T.M.

2 JUL 1999

uso. de unido

RIQUEZA DE INSECTOS FORMADORES DE AGALLAS EN DOS ZONAS  
ECOLOGICAS TROPICALES

TESIS  
Sometida para optar al título de Maestro en Ciencias con especialización  
en Entomología General.

VICERRECTORIA DE INVESTIGACION Y POSTGRADO

Permiso para su publicación y reproducción total o parcial, debe ser  
obtenido en la Vicerrectoria de Investigación y Postgrado.

Aprobado

Rector E. B. Asesor

Gustavo Aguilar S. Asesor

Joe Wright. Jurado

5156000



## **AGRADECIMIENTO**

Quiero agradecer, en primera instancia, al gobierno de Dinamarca, al Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente y al Smithsonian Tropical Research Institute por otorgarme la beca que me permitió llevar a cabo estudios de maestría. Igualmente al Instituto para la Formación y Aprovechamiento de los Recursos Humanos y a la Secretaría Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación por su apoyo. Al Dr. Héctor Barrios, por la asesoría, dirección y supervisión directa de este trabajo. Al Dr. Joe Wright por las excelentes recomendaciones para el mejoramiento del mismo, al igual que a la Dr. Yolanda Aguila. Por último, pero no menos importante, a mi madre, Delfina Segundo, y a mi esposa, Biseth Araúz, por el apoyo y la paciencia que me brindaron durante este período.

## INDICE GENERAL

<b>Resumen.....</b>	<b>1</b>
<b>Summary.....</b>	<b>1</b>
<b>Introducción.....</b>	<b>2</b>
<b>Antecedentes.....</b>	<b>5</b>
<b>Materiales y Método.....</b>	<b>14</b>
1. Duración y Area de Estudio.....	14
2. Colectas en el campo.....	16
a) Método de Muestreo .....	17
3. Identificación del Material Entomológico.....	18
<b>Resultados.....</b>	<b>19</b>
1. Riqueza de Especies.....	19
2. Insectos formadores de Agallas.....	30
3. Plantas Hospederas.....	35
4. Fenología y Estacionalidad.....	37
<b>Discusión.....</b>	<b>56</b>
<b>Conclusiones.....</b>	<b>63</b>
<b>Literatura Citada.....</b>	<b>66</b>
<b>Anexos .....</b>	<b>70</b>

## INDICE DE FIGURAS

TITULO	.pág.
Fig. 1 Ubicación de las áreas de muestreo.....	15
Fig. 2 Modelo de las grúas instaladas en el Parque Natural Metropolitano y Fuerte Sherman..	16
Fig. 3 Dispersión de los valores para cada estrato de los bosques muestreados.....	20
Fig 4 Curva de acumulación de morfoespecies para cada estrato de los bosques durante los meses de muestreo.....	22
Fig 5 Número de morfoespecies e individuos en los estratos del PNM.....	28
Fig. 6 Número de morfoespecies e individuos en los estratos de FTS.....	29
Fig. 7-111 Abundancia de la morfoespecie # 1 a la # 105.....	Anexo 1
Fig.112 Número de morfoespecies durante el período de muestreo.....	38
Fig.113 Número de morfoespecies durante el período de muestreo sotobosque PNM.....	40
Fig.114 Número de morfoespecies durante el período de muestreo dosel FTS.....	42
Fig.115 Número de morfoespecies durante el período de muestreo en el sotobosque de FTS...	44
Fig.116 Dispersión de la morfoespecies de insectos cecidógenos con respecto a la disponibilidad de hojas nuevas .....	46
Fig.117 Dispersión de las morfoespecies de insectos cecidógenos con respecto a la disponibilidad de hojas viejas.....	47
Fig.118 Dispersión de las morfoespecies con respecto a la disponibilidad de flores.....	48
Fig.119 Dispersión de las morfoespecies con respecto a la disponibilidad de frutos..	50
Fig.120 Número de morfoespecies en los estratos del PNM.....	51
Fig.121 Número de morfoespecies en los estratos del FTS .....	52
Fig.122 Adulto y larva de Cecidomyiidae.....	Anexo 3

## INDICE DE CUADROS

Titulo	Pagina
<b>Cuadro I Morfoespecies y su abundancia para el dosel del PNM.....</b>	<b>23</b>
<b>Cuadro II Morfoespecies y su abundancia para el sotobosque del PNM.....</b>	<b>24</b>
<b>Cuadro III Morfoespecies y su abundancia para el dosel del FTS.....</b>	<b>26</b>
<b>Cuadro IV Morfoespecies y su abundancia para el dosel del PNM.....</b>	<b>26</b>
<b>Cuadro V Índice de diversidad para los cuatro estratos muestreados.....</b>	<b>26</b>
<b>Cuadro VI Plantas hospederas y sus insectos cecidógenos en el dosel del PNM.....</b>	<b>32</b>
<b>Cuadro VII Plantas hospederas y sus insectos cecidógenos en el sotobosque del PNM...</b>	<b>33</b>
<b>Cuadro VIII Plantas hospederas y sus insectos cecidógenos en el sotobosque del FTS....</b>	<b>34</b>
<b>Cuadro IX Plantas hospederas y sus insectos cecidógenos en el dosel del PNM.....</b>	<b>34</b>
<b>Cuadro X Estado fenológico de la planta hospedera y la aparición de las morfoespecies por estrato:.....</b>	<b>53</b>
<b>Cuadro X Estado climático del año donde aparecen las morfoespecies por estrato.....</b>	<b>53</b>
<b>Cuadro XII Estado fenológico y estación climática del año en que se registran las Morfoespecies de insectos cecidógenos en cada estrato muestreados .....</b>	<b>54</b>

## RESUMEN

Con el propósito de comparar la riqueza de los insectos formadores de agallas en un bosque seco tropical, (Parque Natural Metropolitano, ubicado en la provincia de Panamá a  $8^{\circ}58'$  de latitud norte y  $79^{\circ}35'$  de longitud oeste) y uno húmedo tropical (Fuerte Sherman, ubicado en la Provincia de Colón a  $10^{\circ}26'$  de latitud norte y  $79^{\circ}55'$  de longitud oeste) se marcaron 258 especies de plantas, incluidas en 123 familias, muestreándose un total de 546 individuos. Muestreos quincenales fueron llevados a cabo en el dosel y en el sotobosque de ambos lugares, donde se registraba la presencia o ausencia de las agallas y el estado fenológico de la planta. Nuestros resultados indican que no existen diferencias en la riqueza de morfoespecies de los insectos formadores de agallas en el bosque del Parque Natural Metropolitano y el Fuerte Sherman, encontrándose 50 morfoespecies para el Parque Natural Metropolitano y 58 para el Fuerte Sherman, ( $\chi^2=0.5925$ ,  $p>0.05$ ). Existen diferencias en la riqueza de morfoespecies de insectos formadores de agallas en el dosel y el sotobosque de un mismo bosque. ( $\chi^2=6.480$ ,  $p<0.05$  para el Parque Natural Metropolitano y  $\chi^2=5.5862$ ,  $p<0.05$  para el Fuerte Sherman). Los insectos formadores de agallas presentan una especificidad del 94% en la elección de su planta hospedera. Los árboles son significativamente más afectados por insectos formadores de agallas que cualquier otro tipo de vegetación. Existe una preferencia (64%) entre la producción de hojas nuevas por la planta hospedera y el momento de la infestación de las especies de los insectos formadores de agalla.

## SUMMARY

With the purpose of compare the wealth of the gall midges insect in a dry tropical forest, (Natural Park Metropolitan, located in the county from Panama to  $8^{\circ}58'$  de north latitude and  $79^{\circ}35'$  de longitude west) and one humid tropical (Fort Sherman, located in the county of Colon to  $10^{\circ}26'$  of north latitude and  $79^{\circ}55'$  of longitude west) 258 species of plants, included in 123 families were marked, 546 individuals total were sampled. Every 15 days were sampled at both groveforest and canopy levels in both places, we registered the presence or absence of the galls and the state phenology of the plant. Our results indicate that differences in the wealth of morphospecies of the insects don't exist gall midges in the forest of the Natural Park Metropolitan and the Fort Sherman, being 50 morphospecies for the Natural Park Metropolitan and 58 for the Fort Sherman, ( $\chi^2=0.5925$ ,  $p>0.05$ ). differences in the wealth of morphospecies insects of-gall midges exist in the canopy and the groveforest of a same forest ( $\chi^2=6.480$ ,  $p<0.05$  for the Natural Park Metropolitan and  $\chi^2=5.586$ ,  $p<0.05$  for the Fort Sherman). The gall midges insects presents a specific of the 94% in the election of their host plant. The trees are significantly more affected for gall midges insects that any another type of vegetation. A dependence exists between the state phenology of the host plant and the moment of the stroke of the species of the gall midges.



## **Introducción**

Los trópicos son las regiones donde se da una mayor radiación adaptativa por poseer estos una gran heterogeneidad de hábitat disponible, lo que trae como consecuencia la existencia de una alta biodiversidad , (Price,1991a).

La vegetación dentro de un bosque tropical (que es el producto de la interacción de un conjunto de factores climáticos, geográficos y edáficos a los que esta sometida una región), brinda diversos gradientes que permiten la diversificación y estratificación de los organismo

Corresponde a los insectos uno de los mayores éxitos ecológicos, a través de adaptaciones morfológicas y fisiológicas, muchas especies de insectos han logrado alcanzar altos grados de especialización ocupando, casi, todos los hábitats dentro de los bosques tropicales.

De los 1.4 millones de organismos que han sido descritos más de la mitad se encuentran en los bosques tropicales siendo el 62% artrópodos, particularmente insectos herbívoros (Wilson, 1988). Sin embargo, es probable que no se haya determinado ni la mitad de las especies de insectos que habitan estos ecosistemas y que juegan un papel fundamental en la cadena trófica de estas comunidades. Estudios para tratar de estimar la diversidad de artrópodos, incluyendo insectos, han sido desarrollados por Erwin 1982, quien estima que existen aproximadamente 30 millones de estos organismos, May 1986, estima de tres a cinco millones y Stork 1988 estima 80 millones de artrópodos.

Un particular biotopo dentro de los bosques tropicales es el dosel, el cual es considerado una reserva en el que se albergan un número incalculable de especies de insectos por conocer (Stork 1988).

Estudios de. diversidad de insectos, herbivoría y la estructura de las comunidades en el dosel no son comunes (ver Basset 1992, 1996, Springate and Basset 1996 y Lowman 1992), la

principal razón fue hasta hace poco la completa imposibilidad de llegar y trabajar en este estrato (Sterck et al., 1992).

Debido a esto la información que se tiene sobre los bosques tropicales esta concentrada en la entomofauna del sotobosque, impidiendo contestar preguntas como; dónde están más especializadas las especies de insectos con igual hábito?. En qué estrato del bosque es mayor la riqueza de especies?. Cuál es el comportamiento, la estacionalidad y la historia natural de los diferentes grupos de insectos que habitan los otros estratos del bosque y los tipos de factores que influyen en este hábitat.

La estimación de la diversidad y el conocimiento de la especificidad de las especies en los bosques tropicales son objetivos fundamentales dentro de las ciencias naturales, (Magurran 1988). Lo primero nos sirven como indicadores del bienestar de los ecosistemas, para el desarrollo de programas de conservación y manejo de los diversos bosques tropicales y lo segundo inferir sobre la antigüedad de las relaciones planta-insecto dentro del bosque, pues, para que una especie de insecto alcance un grado de monofagia o especificidad debe transcurrir un largo período de tiempo, dando la oportunidad de influir cada uno en la evolución fisiológica y morfológica del otro (Mitter 1991).

Entre el grupo de los insectos fitófagos los formadores de agallas (denominados cecidógenos), son excelentes para estudios ecológicos de herbivoría y especificidad por su diversidad, abundancia y hábito sésil. Esto último permite una estimación precisa de la riqueza de especies en los distintos estratos y la comparación entre estos

Existen cerca de 13,000 especies de insectos cecidógenos bien documentados, representando aproximadamente el 2% del total de los insectos identificados

Con el presente estudio se pretende brindar conocimiento sobre los grados de especificidad de los insectos a través de gradientes verticales y horizontales dentro de los bosques, su diversidad en el dosel y el sotobosque, su relación con la plantas hospederas, la preferencia al momento de la invasión del insecto durante el ciclo anual del hospedero, información sobre la influencia del hábitat en la diversidad de las especies. La investigación aportará mayor

conocimiento sobre la riqueza dentro de los bosques tropicales a través de un método más preciso de muestreo como lo es el mecanismo de ascenso al dosel uno de los pocos en el mundo.

Siendo la formación de agallas una adaptación dentro del ciclo biológico para protegerse de la desecación en los estados larvales, en la que han convergido diversos ordenes de insectos, el grupo de insectos que habitan en el dosel y forman agallas deben ser diferentes y más diverso a los que forman en otros estratos del bosque.

Este estudio tiene como objetivo determinar la riqueza de especies de insectos formadores de agallas (cecidógenos) en el dosel y el sotobosque del Parque Natural Metropolitano y del bosque del Fuerte Sherman, identificar la planta hospedera para cada insectos cecidógeno y determinar si existe relación entre el estado fenológico de la planta y el momento de la infestación por el insecto



## ANTECEDENTES

Colinvaux (1995), señala que la existencia de lugares con mayor número de especies que otros es uno de los hechos más notables de la historia natural sin embargo, pocas explicaciones sustentan este fenómeno.

Hipótesis como la compleja estructura de los trópicos, su menor exposición a las catástrofes, sus nichos más pequeños (en muchos casos superpuestos) y su mayor productividad tratan de explicar la alta diversidad que ocurre en estas regiones.

Erwin y Scott (1980) y Stork (1988), señalan que si bien es un hecho la mayor diversidad de especies en los trópicos, muchas interacciones herbívoro-hoja en el bosque húmedo tropical se localizan en sus doseles, esto es debido al gran número de herbívoros y la mayor cantidad de biomasa de hojas que se genera en este estrato del bosque.

Lowman (1993), señala que los estudios en el dosel de los bosques tropicales son importantes debido a que este estrato es más complejo que cualquier otro, además la amenaza de extinción de los organismos tropicales (mucho de los cuales viven en el dosel) promueve el incentivo a estudios antes que desaparezca. El desarrollo de las investigaciones en el dosel ha estado afectado por varias fuerzas entre ellas espaciales y temporales de este hábitat incluyendo, heterogeneidad del sustrato, variabilidad en periodos dentro del dosel, variabilidad en el microclima de la atmósfera - dosel interfaces, desarrollo de protocolos para cuantificar los procesos que ocurren en el dosel y la gran diversidad de organismos, incluyendo los formadores de agalla.

El hábito de formar agallas es una compleja adaptación de la cual se tiene registros desde hace millones de años. Labandeira y Phillips (1996), reportan fósiles de insectos holometábolos formadores de agallas desde el carbonífero tardío (302 millones de años) en helechos arbóreos del género *Psaronius*, los registros incluyen el lumen de la agalla con los pelets del insecto,

además de conservar los tejidos modificados alrededor del lumen. Hasta 1986 el fósil de agalla formado por insecto más antiguo pertenece al período Triásico (225 millones de años) y se encontró en *Hethophyllum stipulare* (conífera).

Larew (1992), señala que los registros fósiles más antiguos de un organismo formador de agallas fueron descritos de secciones de *Stigmaria* en Inglaterra. Estos registros son del Triásico superior (200-300 millones de años) y es causado por hongos del género *Urophlyctis*. Sin embargo el más significativo fósil corresponde al Mioceno (probablemente 25 millones de años) donde se encontró la larva y pupa fosilizada de un Cecidomyiidae formador de la agalla.

El período de donde se ha encontrado un mayor número de agallas corresponde al Plioceno existiendo un registro de 34 impresiones de agallas en hojas incluyendo dos de hongos, doce Eriophidae (acaros), un Eriosomatidae, un Aphididae, un Adelgidae, seis Cecidomyiidae, tres Cynipidae y ocho de organismo no conocidos.

Price et al. (1987), (1992) y Roskam (1992), señalan como debió ocurrir la evolución del hábito de inducir agallas desde los primeros organismos comedores de detrito. Roskam, indica dos vías por la que se llevo a cabo esta adaptación, una directa y otra indirecta. La primera se dio de comedores de detrito a través de modificaciones morfológicas y fisiológicas a la formación de agallas y en ellas se incluyen ácaros Phytoseiidae y Diptera Cecidomyiidae.

Roskam (1992), indica que de manera indirecta se dieron dos tendencias hacia la formación de agallas a través de los fitófagos y los zoófagos. La línea de fitófagos fue la que produjo el mayor número de insectos formadores de agallas modernos, de entre los comedores de polen y esporas los Phlaeotripidae evolucionaron a el hábito de formar agallas. De los que se alimentan succionando savia incluidos en el orden Homoptera se originaron especies cecidógenas de la familia, Adelgidae, Eriosomatidae, Psyllidae y Coccidae. De entre los comedores de follaje evolucionaron hacia el hábito especies de Tingidae (Heteroptera), Curculionidae (Coleoptera), Tenthredinidae (Hymenoptera), de los barrenadores de tallo solo la especie de la familia Cephidae (Hymenoptera). De los insectos con hábitos minadores Gelechiidae (Lepidoptera), Tephritidae y Agromyzidae, (Diptera).

De la segunda línea indirecta a través de los zoófagos de un hábito de parasitoides pasaron a hacer formadores de agallas especies de los Cynipidae y varias especies de la superfamilia Chalcidoidea.

Price et al (1987), señala que la primera línea directa hacia la formación de agalla fue principalmente impulsada por factores físicos, enemigos naturales y en busca de una nutrición más eficiente. La siguiente vía se dio además de los factores antes mencionados con un costo metabólico de los organismos que evolucionaron de un anterior hábito hacia el nuevo de formar agallas.

Gagné (1986), indica que las principales adaptaciones de la familia Cecidomyiidae (una de las más importantes formadoras de agallas) para cambiar su hábito de comedor de hongo y material vegetal en descomposición incluyen modificación a piezas bucales chupadoras, digestión extraintestinal y modificación en la espátula además de importantes cambios en las secreciones salivares de estos insectos.

Price et al. (1987) y (1986), sugieren seis hipótesis para explicar la naturaleza de la adaptación de los insectos formadores de agalla. Las hipótesis son la de no adaptación, protección de la planta, beneficio mutuo, microambiente, nutrición y la hipótesis de enemigo. Ellos evaluaron la validez de cada hipótesis y concluyeron que las tres primeras no son viables ya que las pruebas indican que la formación de agallas es un hábito en el cual han convergido varios órdenes de insectos, las plantas no reciben ningún tipo de protección y no existe un beneficio mutuo en esta interacción para la planta. Ellos sugieren que las hipótesis de nutrición y microambiente que son de beneficio para el insecto son las más viables.

Uler (1951), sostiene que la importancia de las agallas está en la protección que ofrece esta adaptación, a el insecto en su estado larval, durante cambios en la temperatura y un contacto directo de su cuerpo con la lluvia, la nieve, el hielo y los rayos de luz. Chapman (1969), señala que cualquier otro factor que necesite consideración está relacionado al agua que requiere todo herbívoro para vivir. Estudios indican que los efectos limitados de agua en la dieta de los herbívoros los induce a desarrollar nuevas adaptaciones, algunos herbívoros viven en minas,

rollos de hojas y en otros lugares de la planta que incrementa el contenido de agua de su microambiente.

Baust et al. (1979), sostiene que las agallas tienen un mínimo termal para habitar estos se encuentran consistentemente para conocer la similitud entre la temperatura del tejido de la planta y la temperatura del ambiente.

Según Rohfritsch (1992), (Mani 1964 En: Price et al., 1987) y (Maresquell y Meyer 1965 En: Shorthouse, 1986), las agallas son expresiones específicas de la biología del insecto, estos insectos alteran y controlan el desarrollo de los tejidos de los hospederos en contraste con la mayoría de insectos fitófagos los cuales habitan fuera de los órganos de sus hospederos removiendo piezas de tejido de la planta. Los patrones histológicos y fisiológicos del desarrollo de las agallas incluyendo el modelo básico de los Cecidomyiidae y las variaciones de este modelo por otros grupos de insectos son desarrollados por Rohfritsch (1992)

Bronner (1992), señala que los insectos formadores de agallas son sedentarios y se alimentan modificando las células de las plantas, estas células reciben el nombre de células nutritivas y no solo juegan un papel importante en el desarrollo de las agallas sino también en su fisiología. Estudios completos sobre el papel de las células nutritivas en la formación de las agallas son desarrollados por Bronner (1992) y Shorthouse (1986)

Según (Rohfritsch y Shorthouse 1982 En: Price et al., 1987), el desarrollo de la agalla está regulado por la posición del alimento de la larva y no por la planta, las agallas redondas son producidas por el alimento en el lumen, las agallas cónicas por el alimento en la base de ellas y las agallas lenticelares por la actividad de los márgenes laterales.

Estudios para determinar los factores que inducen a una mayor riqueza de especies formadoras de agalla son desarrollados por Fernández y Price (1988) y (1991), en este trabajo ellos ponen a prueba cinco hipótesis que relacionan la mayor riqueza de especies de formadores de agalla y el medio. La hipótesis altitudinal/latitudinal, predice un declive del incremento de las especies al incrementar la altitud como la latitud. La hipótesis del medio ambiente severo, esta hipótesis predice una mayor riqueza de especies donde el ambiente es seco con un estresado

hipótesis predice una mayor riqueza de especies donde el ambiente es seco con un estresado hábitat. La hipótesis de riqueza de especies de plantas, predice una positiva correlación entre el número de especies de plantas y el número de especies formadores de agalla. La hipótesis de especie área la cual predice una correlación positiva entre el área de la especie hospedera y el número de especies formadoras de agallas y la hipótesis de la arquitectura de la planta (complejidad estructural) predice una correlación positiva entre la complejidad estructural de la planta y la riqueza de especies formadores de agallas. Ellos concluyen que la riqueza de especies de formadores de agalla tiene una correlación negativa con respecto a la altitud/latitud, es decir se da un decrecimiento de las especies de insectos formadores de agallas con un incremento de la latitud/altitud, pero el factor que va a influir trascendentalmente en la riqueza de especies formadores de agalla es el de ambiente árido donde el hábitat está estresado. Este factor va a inducir una mayor riqueza de los formadores de agallas independientemente de la altitud y latitud.

Price et al. (1998), Lara y Fernández (1996) y Fernández y Lara (1993), han desarrollado estudios de la riqueza de especies de formadores de agallas a lo largo de patrones altitudinales en todo el mundo, registrando igual comportamiento de los insectos formadores de agalla a nivel global.

Estudios sobre el impacto de las agallas en las poblaciones de plantas son desarrollados por Abrahamson y McCrean (1986), ellos indican que los formadores de agalla pueden tener un impacto negativo en la planta hospedera. Este impacto se aprecia en una reducción del número de ramas y raíces, en el crecimiento de las hojas y en la inflorescencia. El ataque de los formadores de agalla puede reducir el tiempo de vida del hospedero, sin embargo el resultado de uno de estos formadores de agallas no puede ser generalizado a otros, los efectos de cada uno de ellos varían dependiendo del ciclo estacional del hospedero, del órgano que es atacado y como responden los tejidos de este. Hartly (1988), analiza el efecto de las diferentes concentraciones de los químicos de las plantas y metabólicos secundarios en plantas con y sin agalla.



Rohfritsch (1992) y (Rohfritsch y Shorthouse 1982 En. Shorthouse, 1986), dividen la formación de una agalla en una serie de eventos desde la oviposición hasta la liberación del insecto en cuatro fases; iniciación, crecimiento y diferenciación, maduración y dehiscencia.

La iniciación es el período crítico en la formación de la agalla, es cuando los insectos usurpan al hospedero controlando el desarrollo de las células de la planta. Este es un corto período de tiempo en el cual se da inicio a la formación de la agalla (Rohfritsch, 1992). Los insectos pueden sincronizar la oviposición y la alimentación en este período. Los insectos formadores de agallas se desarrollan por numerosas divisiones rápidas. Durante el comienzo de la fase de crecimiento de las agallas, las células lineales de la larva se desarrollan dentro de las células nutritivas, mientras que la reserva parenquimatosa se acumula en las células adyacentes (Bronner, 1992).

La fase de maduración es marcada por un cese en el crecimiento de la agalla pero la diferenciación de los tejidos de las agallas continúa. Una innovación en esta fase representan las células lignificadas que aparecen en el duro esclerénquima de la reserva. Las células parenquimatosas corticales de la capa dura contienen vacuolas grandes que son para la reserva de agua. Las larvas se alimentan más durante la fase de maduración.

La dehiscencia o apertura de la agalla ocurre junto con la finalización de la fase de maduración y es el período de mayores cambios fisiológicos y químicos en el tejido de la agalla, todos relacionados con el desarrollo del habitante (el insecto) que permiten su escape.

Rohfritsch 1992, describe el proceso de cecidogénesis para la formación de agallas cubiertas, uno de los modelos más frecuentes utilizados por las especies de la familia Cecidomyiidae. La larva de muchos Cecidomyiidae inicia su alimentación externamente sobre las células epidermales y llegan a ser cubiertas por el tejido en crecimiento, alrededor del sitio de alimentación.

Luego que la hembra ha copulado, ella localiza un sitio adecuado y los huevos son ovipositados de una manera característica para la especie. (entre ramas, debajo o entre tricomas de hojas inmaduras).

Algunas especies depositan sus huevos directamente sobre el sitio más apropiado (*Geocrypta galli*, *Dasyneura affinis* y muchas especies de *Contarinia*) mientras en otras especies la larva debe buscar el sitio de alimentación. Durante este estado de dispersión, la larva es ágil y resistente a la desecación.

Una vez localizado el sitio de alimentación la larva se detiene y empieza a moverse rápidamente sobre una pequeña área de células que eventualmente proveerán el tejido para la futura agalla. Este movimiento, activa inmediatamente el proceso de cecidogénesis dentro de la células de la planta en contacto con la larva. Antes de unas pocas horas (6-8 para *H. annulipes*), la larva cesa todo movimiento, y su cuerpo se alarga, deprime, y se torna transparente. Una vez que el cuerpo se adhiere al tejido de la planta, ella empieza a alimentarse. Los únicos movimientos detectados en este estado temprano de iniciación son los movimientos de succión de la faringe

Si la larva es artificialmente movida en este estado, no repite el comportamiento de pre-alimentación y es incapaz para iniciar una nueva agalla.

El primer estado de iniciación de la agalla es muy crítico. En algunos casos la larva es muy agresiva y mata las células de la planta.

La larva debe escapar a los efectos de la lluvia, viento, sequedad y predadores y localizar el tejido adecuado. Si el tejido del hospedero es inadecuado el órgano no adecuado de la planta hospedera no responde a la larva y ella muere.

La iniciación empieza con cambios fisiológicos y citológicos en las células que rodean a la larva. Si una hoja muy joven es atacada, la lámina de la hoja entera se modificará, mientras en otros casos la reacción por el hospedero es más restringida. Sin embargo, en ambos casos hay una homogeneización del tejido, los tipos de células parecen idénticos, los cloroplastos, de las células del mesófilo pierden su alto contraste, los espacios intercelulares desaparecen, y las vacuolas se reducen. El núcleo agrandado y localizado al centro tiene una cromatina extendida y un nucléolo grande. Las células también son ricas en varios organelos, especialmente

ribosomas. En muchos casos esto toma menos de 24 horas para que la larva induzca este cambio.

Este estado temprano en la modificación y desarrollo de la agalla es referido como metaplasia. En este estado temprano en el crecimiento de la agalla un número de células que rodean a la larva se desconectan de los patrones de crecimiento normal del órgano hospedero. La polaridad del crecimiento permanece distribuida y pueden haber pocas células hipertrofiadas alrededor del sitio.

Removiendo el inductor de agalla en este estado temprano, se ha demostrado que la metaplasia de la célula es un fenómeno muy inestable. Las características citológicas descritas arriba son perdidas dentro de 24 horas.

Sustancias fenólicas, una cutícula delgada y algunas paredes celulares lignificadas caracterizan el abandono de las células metaplasias en plantas leñosas, mientras que en plantas herbáceas las células retoman a una apariencia casi normal.

El segundo paso en la cecidogénesis, el cual ocurre muy rápido (dentro del segundo o tercer día de la alimentación larval) se caracteriza por hiperplasia celular y resulta en una pared de células alrededor del insecto. La nueva polaridad del crecimiento se orienta perpendicular a la superficie del órgano atacado.

Removiendo la larva en este estado, uno puede acotar que todas las células del hospedero que participan en la cecidogénesis están ahora separadas del patrón de crecimiento del órgano normal. Ellas permanecen en el patrón de la agalla y no retoman a un tipo normal de crecimiento de células. Las células de la agalla libre - insecto entonces sigue un patrón de crecimiento perpendicular a la superficie del órgano normal.

Todas las divisiones celulares cesan y cualquier futuro crecimiento es el resultado de hipertrofia de la célula. Las células epidermales se transforman usualmente en trichomas, sin embargo, algunas se lignifican.

Durante el tercer paso en la cecidogénesis el crecimiento del tejido de la agalla se amplifica y se reordena. En muchos casos el tejido de la agalla se curva alrededor del inductor de la agalla.



Esta reorientación de la polaridad del crecimiento está estrictamente relacionada a la localización del sitio de alimentación de la larva. Si la larva se alimenta siempre de las mismas células localizadas en el ápice (punta) de la cámara larval, la polaridad del crecimiento de las paredes permanece perpendicular a el órgano atacado. Sin embargo, en muchos casos la eliminación larval ocurre en nuevas células sobre las bases de la pared envolvente. Esto resulta en un gran número de células estimuladas y una mayor extensión del tejido nutritivo.

El tejido envolvente entonces se curva oblicuamente alrededor de la larva. Pelos frecuentemente aparecen de células epidermales modificadas en el área distal y (bultos) grupos vasculares empieza a diferenciarse dentro de un nuevo tejido

El tejido de la agalla empieza a diferenciarse durante el cuarto paso en la cecidogénesis. En algunas agallas, particularmente las de plantas herbáceas, la morfogénesis, de la agalla es completada después de 5 días de alimentación larval y cualquier desarrollo futuro de la agalla es esencialmente extensión del crecimiento (divisiones celulares e hipertrofia de la célula) y la diferenciación del tejido ocurre varias semanas después de la iniciación. La larva llega a encerrarse completamente en la estrecha cámara de la agalla. Solamente una delgada, apertura estiolar cubierta de pelo permanece, la cual permite la entrada del aire. En algunas agallas este canal desaparece, obliterado por el crecimiento de masas de células parenquimatosas. El cambium vascular aparece tan pronto como las paredes de células empiezan a envolver la larva. (3 días después de empezar el crecimiento de la célula) y las masas vasculares se unen a las del órgano hospedero. Capas de células citoplasmáticamente densas que aparecen entre el tejido vascular y la cámara larval se constituyen en las células nutrientes.

## MATERIALES Y METODOS

### 1. Duración y Area de Estudio

El estudio tuvo una duración de 17 meses, iniciando la toma de datos en enero de 1997 y finalizando en marzo de 1998, para el Parque Natural Metropolitano. En el Fuerte Sherman la toma de datos se inició en mayo de 1997 y finalizó en mayo de 1998. De junio a diciembre de 1996 se realizó el ajuste de la metodología y ensayamos diferentes técnicas para la obtención de los adultos de los insectos cecidógenos.

Las poblaciones muestreadas fueron las localizadas en el bosque del Parque Natural Metropolitano (PNM) y el Fuerte Sherman (FTS), figura1 El Fuerte Sherman esta localizado en la reservación Chagres, esta es una instalación militar del ejercito de los Estados Unidos, rodeada por una extensa vegetación donde se llevó acabo el muestreo. De allí que haremos referencia al lugar de muestreo como Fuerte Sherman refiriéndonos a los bosques aledaños a este lugar donde se desarrollo el estudio.

El Parque Natural Metropolitano está ubicado en la Provincia de Panamá a  $8^{\circ} 58'$  de latitud norte y  $79^{\circ} 35'$  de longitud oeste, a una altura promedio de 50m sobre el nivel del mar, en una zona de vida de Bosque Seco Tropical donde la Temperatura promedio es de  $28^{\circ} \text{C}$  con una precipitación promedio anual de 1740mm y una edad de aproximadamente 80 años

El Fuerte Sherman esta ubicado en la Provincia de Colón a  $10^{\circ} 26'$  de latitud norte y  $79^{\circ} 55'$  de longitud oeste a una altura de 125m sobre el nivel del mar, en una zona de vida de Bosque Húmedo Tropical, donde la temperatura promedio es de  $27^{\circ} \text{C}$  y la precipitación anual promedio es de 3200mm.

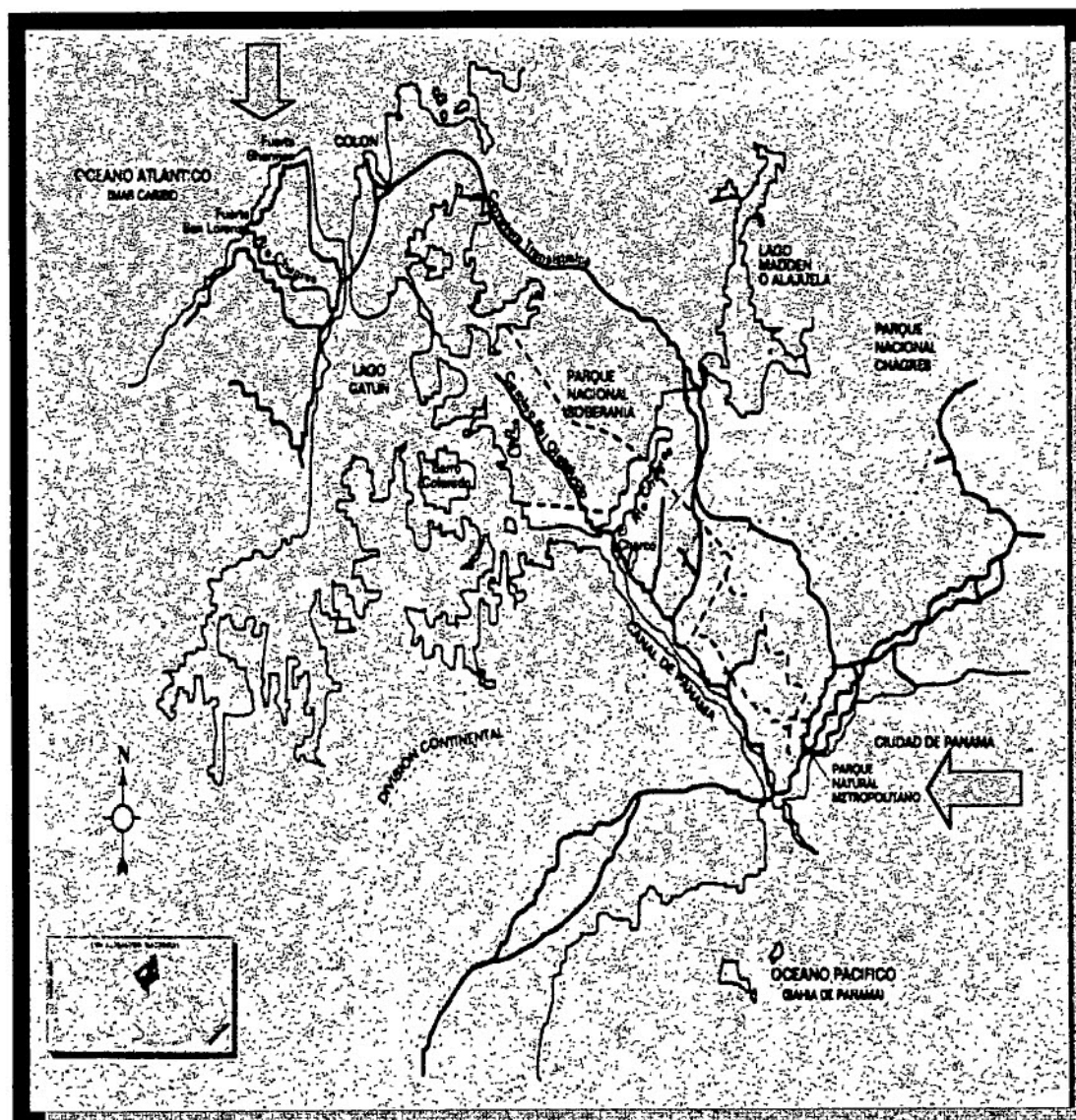


Fig.1. Ubicación de las áreas de muestreo



## 2. Colectas en el campo

Las colectas se llevaron acabo quincenalmente tanto en el dosel como en el sotobosque de las áreas mencionadas. Para ascender al dosel se utilizó el sistema de ascenso al dosel, instalado por el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, figura 2, en el Parque Natural Metropolitano y en el Fuerte Sherman. En el Parque Natural Metropolitano el sistema tiene una altura máxima de 42m y un radio de 51m, lo que facilita el estudio de aproximadamente  $8,000\text{m}^2$  de bosque. En el Fuerte Sherman el sistema tiene 60m de altura y 54 m de radio, lo que facilita el estudio de aproximadamente  $9,000\text{m}^2$  de bosque. Las colectas en el sotobosque se realizaban en el área aledaña de la grúa, en senderos previamente establecidos.



**Fig. 2.** Modelo de las grúas instaladas en el Parque Natural Metropolitano y el Fuerte Sherman.

**a) Método de muestreo**

Para obtener las muestras se marcó un número de plantas en el dosel y otro en el sotobosque de ambos lugares

De cada especie de planta se marcaron, generalmente, más de un individuo remplazando los individuos que morían durante los muestreos.

Para realizar la comparación de la riqueza de especies de insectos cecidógenos en ambos bosques se homogenizó la muestra total, calculando el área foliar para la mayoría de las especies de plantas, (apéndice II) y se estimó el número de hojas a revisar de cada especie de planta para igualar el área foliar muestreada.

Todos los individuos de las diferentes especies de plantas presentaban un código numérico único en la cinta de marcado y cada uno se tomó como una estación. Cada quince días se revisaban, una vez que se llegaba a una estación se procedía a registrar, la presencia o ausencia de agallas, en todos los órganos de la planta, principalmente en hojas y tallos. De encontrarse agallas se anotaba cuantas diferentes habían en la planta y se procedía a contar el número de estas, las mismas eran colectadas y colocadas en bolsas plásticas, cerradas y etiquetadas para su traslado al laboratorio

En todas las colectas se tomaron los datos de fenología de las plantas. Los datos incluidos eran; presencia o ausencia de brotes; si estos eran reproductivos o vegetativos, en caso de no poder reconocerse se marcaba en la columna con signo de interrogación, de igual manera se anotó el estado de las hojas; si había producción de hojas nuevas o sólo había viejas, si la planta estaba caduca, se registraba la presencia o ausencia de flores y frutos. La escala de anotación se definió de 0 a 2, cero para ausencia, uno para presencia no abundante y dos para presencia abundante o dominante. Con esta escala se gráfico la fenología de las plantas infestadas para determinar si existía relación entre la presencia de algún órgano de la planta en particular y la aparición del insecto cecidógeno.

### 3. Identificación del Material Entomológico

Una vez en el laboratorio las agallas eran generalmente fotografiadas para llevar un registro de las diversas formas encontradas. Posteriormente algunas agallas se abrían y se extraían las larvas del insecto las cuales eran preservadas en alcohol glicerado.

El material restante era retornado a las bolsas y colocado en cajas de cartón para obtener el estado adulto de los insectos cecidógenos. Las bolsas eran revisadas diariamente y el material que había emergido era retirado de las bolsas y colocados en alcohol al 75%.

La identificación hasta el nivel de familia de las larvas se realizó con la clave de Stehr 1991, para insectos inmaduros y los adultos con la clave de Borror 1989. La identificación hasta taxa inferiores fue efectuada por los especialistas de los grupos de insectos encontrados en los Estados Unidos. La identificación del material Botánico fue realizado por un especialista en cada área de colecta y en el laboratorio.

A los datos se les aplicó la prueba de  $X^2$  para determinar diferencias entre la riqueza de las especies de los insectos formadores de agallas en ambos bosques y para cada estrato de un mismo bosque y se utilizó tablas de contingencia para determinar independencia entre el momento de la infestación y el estado fenológico de la planta.

## **Resultados**

### **1. Riqueza de Especies**

Nuestros datos indican un total de 108 morfoespecies de insectos cecidógenos para el bosque del Fuerte Sherman (FTS) y el Parque Natural Metropolitano (PNM), con 7155 agallas contadas en el campo

En el Parque Natural Metropolitano se registraron 50 morfoespecies de insectos cecidógenos y un total de 2096 agallas fueron contabilizadas durante 13 meses de muestreo. De las 50 morfoespecies de insectos cecidógenos 34 se encontraron en el dosel y 16 morfoespecies en el sotobosque. En el dosel se contaron 1182 agallas y 914 en el sotobosque.

En el FTS se registraron 58 morfoespecies de insectos cecidógenos y 5059 agallas fueron contadas en el campo durante 12 meses de muestreo. De estas 38 morfoespecies fueron ubicadas en el dosel y 4069 agallas fueron contadas. En el sotobosque 20 fueron las morfoespecies de insectos cecidógenos con un total de 990 agallas contadas

El promedio estimado de morfoespecies de agalla por muestreo para cada estrato es de  $6.67 \pm 1.32$  para el dosel del PNM,  $3.48 \pm 1$  para el sotobosque del mismo sitio,  $17.35 \pm 1.39$  para el dosel de FTS y  $4.38 \pm 1.27$  para el sotobosque de este lugar. Los valores promedio más alto son para ambos doseles, principalmente el del FTS donde se obtuvo el valor promedio más alto y el menor promedio es para el sotobosque del PNM

La figura 3, muestra la dispersión de los datos de cada estrato en los dos bosques muestreados, además del valor promedio se observa el valor máximo y mínimo de morfoespecies de insectos cecidógenos encontrados por muestreo y como influyen los valores en el valor promedio

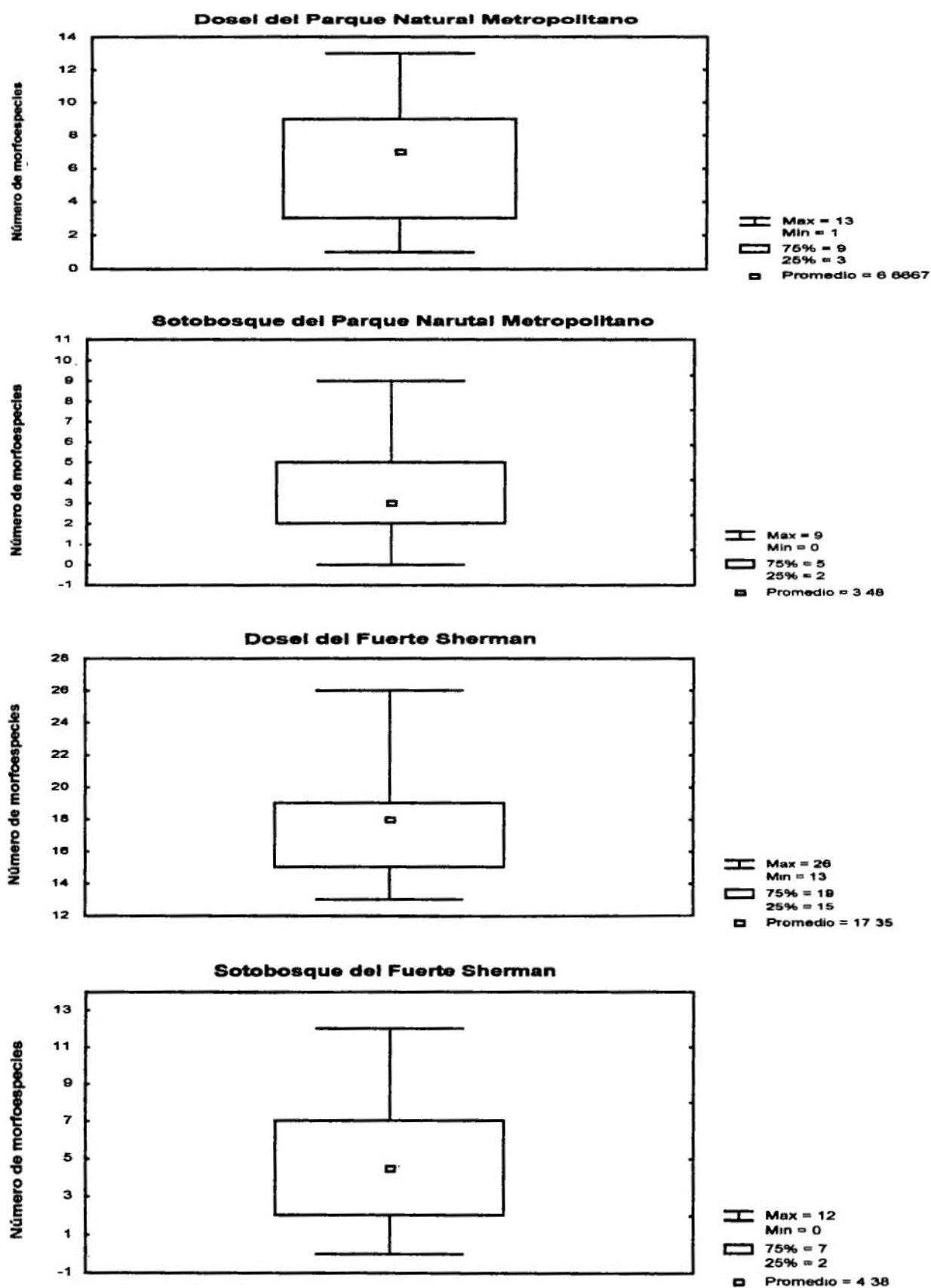


Fig. 3 Dispersión de los valores para cada estrato de los bosques muestreados



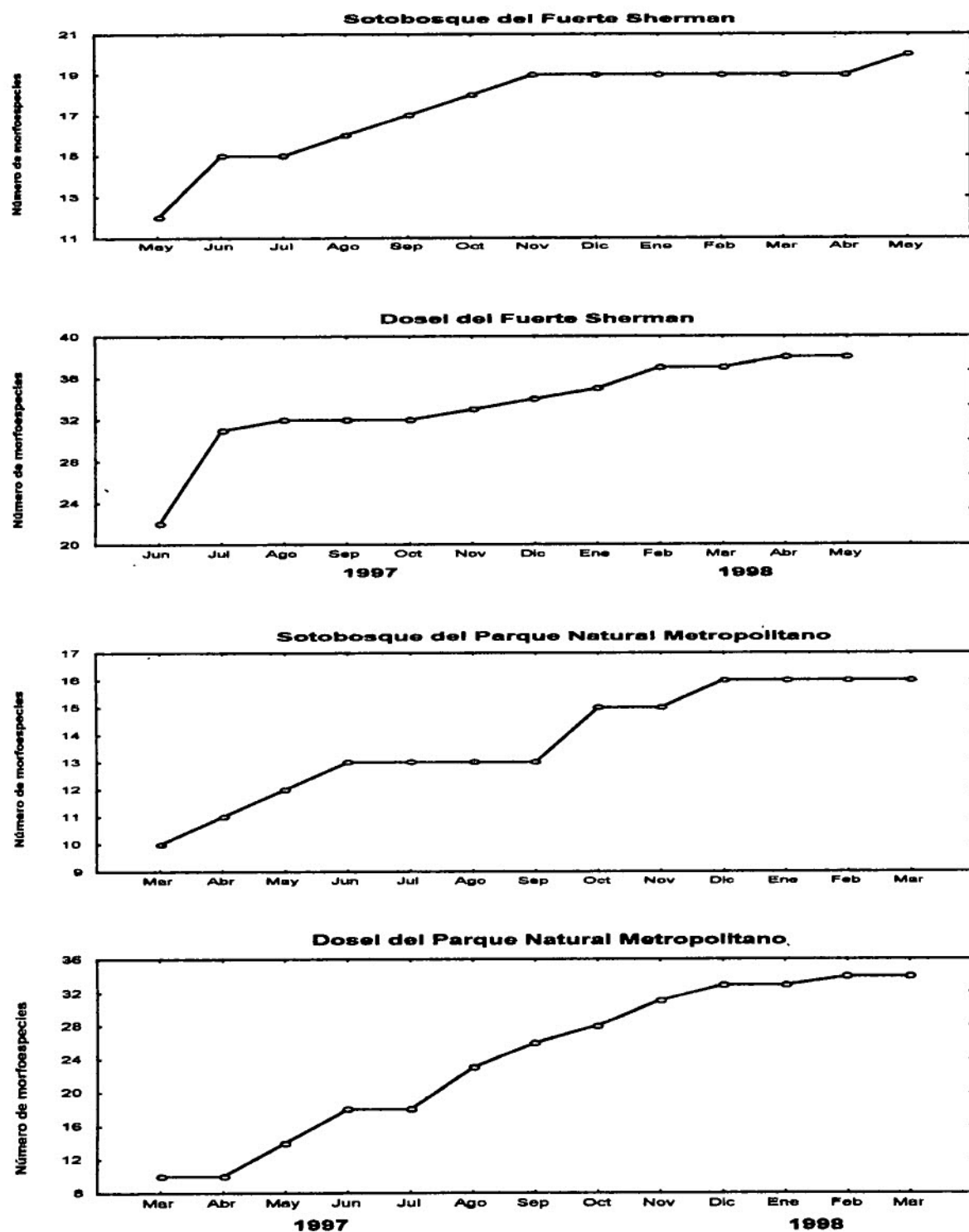
El dosel del FTS es el estrato donde se encontró el mayor número morfoespecies en un muestreo siendo este de 26 morfoespecies, en julio de 1997 , también se registra aquí el valor mínimo más alto con 13 morfoespecies. El valor máximo de morfoespecies encontradas en un muestreo en el dosel del PNM es igual al valor mínimo de morfoespecies encontradas en un muestreo en el dosel del FTS (13 morfoespecies).

El valor máximo de morfoespecies encontrado en un muestreo para un sotobosque se registra en el FTS siendo de 12 morfoespecies, el valor máximo encontrado para el sotobosque del PNM fue de nueve y en ambos sotobosques ocurrieron registros de cero morfoespecies en los muestreos de abril de 1998 y en el segundo muestreo de febrero de 1998 para el PNM .

La figura 4, muestra la manera en que fueron apareciendo las nuevas morfoespecies para cada estrato durante los meses de muestreo . Luego del primer muestreo donde todos los estratos mostraron el mayor número de morfoespecies, ambos doseles presentan una aparición más constante de nuevas especies En el dosel del FTS aparecen nueve nuevas morfoespecies en el segundo mes de muestreo (julio) y prosigue de manera lenta pero constante la acumulación de nuevas morfoespecies hasta alcanzar el valor máximo. Igual fenómeno ocurre en el dosel de PNM donde la aparición de nuevas morfoespecies es constante y más intenso durante los diferentes meses, iniciando con las diez encontradas en el primer muestreo hasta alcanzar las 34.registradas.

En ambos sotobosques el patrón de aparición de las nuevas morfoespecies es similar entre ellos y muy diferente con respecto al dosel Se observan meses específicos de aparición de las morfoespecies de insectos cecidógenos seguido de períodos prolongados de ausencia de nuevas morfoespecies.

En el sotobosque del PNM de marzo a junio aparecen nuevas morfoespecie, de junio a septiembre no se da ningún nuevo registro Apareciendo nuevas morfoespecies de octubre a diciembre e iniciando nuevamente un período de ausentismo en diciembre extendiéndose a marzo de 1998.



**Fig. 4.** Curva de acumulación de morfoespecies para cada estrato de los bosques durante los meses de muestreo.

En el sotobosque del FTS el proceso de acumulación es continuo de mayo a noviembre, de noviembre a abril no hay presencia de nuevas morfoespecies hasta mayo de 1998 donde se registra la aparición de una nueva morfoespecies en este estrato.

El cuadro I, muestra el número de individuos (agallas) encontradas en el campo para cada morfoespecie en el dosel del PNM. La distribución de los individuos por muestreo de cada una de estas morfoespecies y su respectiva planta hospedera se puede observa en las gráficas siete a la 40 (anexo I).

**Cuadro I. Morfoespecies y su Abundancia para el dosel de PNM.**

Morfoespecie	N° de Individuos	Morfoespecie	N° de Individuos
morfoespecie 1	133	morfoespecie 18	62
morfoespecie 2	90	morfoespecie 19	18
morfoespecie 3	7	morfoespecie 20	23
morfoespecie 4	100	morfoespecie 21	27
morfoespecie 5	17	morfoespecie 22	29
morfoespecie 6	1	morfoespecie 23	31
morfoespecie 7	65	morfoespecie 24	16
morfoespecie 8	3	morfoespecie 25	19
morfoespecie 9	2	morfoespecie 26	3
morfoespecie 10	6	morfoespecie 27	43
morfoespecie 11	45	morfoespecie 28	14
morfoespecie 12	5	morfoespecie 29	37
morfoespecie 13	45	morfoespecie 30	37
morfoespecie 14	14	morfoespecie 31	5
morfoespecie 15	20	morfoespecie 32	3
morfoespecie 16	1	morfoespecie 33	22
morfoespecie 17	235	morfoespecie 34	4

La abundancia de individuos en el dosel del PNM varia en un rango de 1 a 235 individuos. Morfoespecies de insectos cecidógenos de importancia, pertenecientes a la familia Cecicomyiidae, por ser constantes y abundantes durante el muestreo son la 17(la más abundante) que infesta la especies de planta *Vittis tilifolia*, la morfoespecie 1 que infesta *Enterolobium cyclocarpum* y cuyo período de infestación inicia en mayo,(luego que las hojas han madurado) y disminuye a través de los meses, hasta llegar a noviembre desapareciendo antes que el árbol deje caer sus hojas y la morfoespecie número cuatro que infesta *Cordia alliodora* que presenta doble generación por año. La morfoespecie cinco que sólo se registró durante un muestreo en noviembre de 1997, infesta también esta última especie de planta. Una especie

importante es, la número siete, (*Hylaeogena thoracica* Buprestidae) por ser contante y abundante durante el muestreo

Dos morfoespecies presentaron un sólo individuo durante todo el muestreo, la morfoespecies seis, que pertenece a la familia Cecidomyiidae y la 16 que pertenece a la familia Curculionidae que infestan *Nectandra cuspidata* y *Phoebe mexicana* respectivamente, ambas aparecieron en septiembre de 1997. Otras morfoespecies que registraron menos de cinco individuos durante todo el muestreo fueron; la nueve con dos individuos, una morfoespecie de Cecidomyiidae que infesta *Amphilophium paniculatum*, la ocho, la 26 y la 32 con tres individuos cada una, pertenecientes a la familia Curculionidae la primera y las otras dos a la familia Cecidomyiidae y que infestan *Amphilophium paniculatum*, *Phryganocydia corymbosa* y *Combretum decandrum* respectivamente. La morfoespecie 34 un Cecidomyiidae sólo registró cuatro individuos, morfoespecies con cinco individuos fueron la 12 y la 31 ambas de la familia Cecidomyiidae que infestan *Mikania leiostachya* y *Gouania lupuloides*.

El cuadro II, muestra el número de individuos para cada morfoespecie en el sotobosque del PNM, en este estrato los valores de individuos vanaron desde 2 a 324. La distribución de los individuos para cada morfoespecie de este estrato se observa en las gráficas 41 a la 56 (anexo I), al igual que su planta hospedera

**Cuadro II. Morfoespecies y su Abundancia para el sotobosque del PNM.**

Morfoespecie	N° de Individuos	Morfoespecie	N° de Individuos
Morfoespecie 35	324	morfoespecie 43	193
Morfoespecie 36	45	morfoespecie 44	46
Morfoespecie 37	66	morfoespecie 45	3
Morfoespecie 38	13	morfoespecie 46	12
Morfoespecie 39	21	morfoespecie 47	89
Morfoespecie 40	2	morfoespecie 48	43
Morfoespecie 41	24	morfoespecie 49	17
Morfoespecie 42	11	morfoespecie 50	5

En este estrato la morfoespecie 35 registró el mayor número de agallas durante el muestreo. Otras morfoespecies importantes son la 43 con 193 individuos, la 47 con 89 y la 37 con 66 individuos todas pertenecientes a la familia Cecidomyiidae. La morfoespecie con menos individuos fue la número 40 un Cecidomyiidae que infesta *Piper aequale* y que se registró en

mayo de 1997. Dos morfoespecies más presentaron cinco o menos individuos siendo estas la 45 con tres y la 50 con cinco, ambas morfoespecies de la familia Cecidomyiidae que infestan *Alseis blackiana* y una especie del género *Dendropanax* respectivamente.

En el dosel del FTS, cuadro III, los valores de individuos varían entre 627 y 2. La morfoespecie 57 un Psyllidae que infesta *Protium panamense* alcanzó el mayor número de individuos en este bosque y en todo el estudio. Las morfoespecies 67, 66 y 82 alcanzaron valores de 300, 302 y 337 individuos, las tres son morfoespecies de la familia Cecidomyiidae que infestan *Lonchocarpus longifolium*, *Dussia munda* y *Odontodenia puncticulosa* respectivamente. Las morfoespecies 71, 81 y 55, también de la familia Cecidomyiidae, alcanzaron valores entre 200 y 234 individuos. En el anexo I, las gráficas 57 a la 94 muestran la distribución de individuos para cada una de estas morfoespecies con su respectiva planta hospedera. La morfoespecie 63 un Cecidomyiidae que infesta una especie del género *Cecropia* registró el valor más bajo de individuos en este estrato con dos registrándose uno en enero y otro en febrero de 1998. La morfoespecie 65 y 70, fueron las que siguieron en escala de menor abundancia la primera con cinco individuos y la segunda con nueve, ambas de la familia Cecidomyiidae que infestan una especie del género *Jacaranda* e *Inga peizizifera* respectivamente.

El cuadro IV, muestra los valores de individuos para las morfoespecies del sotobosque del FTS las cuales están en un rango de 5 a 180 individuos. La morfoespecie 95 registró el mayor número de individuos y esta corresponde a un Cecidomyiidae que infesta una especie de Melastomataceae del género *Miconia*. Morfoespecies de importancia son la número 97, 92 y 96 que corresponde a la familia Cecidomyiidae y que infestan *Hesiteria scandens*, *Coccoloba parimensi* y *Theobroma bernouli*. Las morfoespecies con menor registro de individuos fueron la 98 y la 108 Cecidomyiidae que infestan *Tovomitia longifolia* y *Nea amplifolia* respectivamente. Seguidas de la morfoespecie 103 con seis individuos y la 102 con nueve, las dos de la familia Cecidomyiidae que infestan *Laccistema aggregatum* y *Vochisia ferruginia*.

**Cuadro III. Morfoespecies y su Abundancia para el dosel del FTS.**

<b>Morfoespecie</b>	<b>N° de Individuos</b>	<b>Morfoespecie</b>	<b>N° de Individuos</b>
Morfoespecie 51	33	Morfoespecie 70	9
Morfoespecie 52	73	Morfoespecie 71	291
Morfoespecie 53	165	Morfoespecie 72	164
Morfoespecie 54	28	Morfoespecie 73	21
Morfoespecie 55	234	Morfoespecie 74	31
Morfoespecie 56	61	Morfoespecie 75	53
Morfoespecie 57	627	Morfoespecie 76	20
Morfoespecie 58	132	Morfoespecie 77	13
Morfoespecie 59	47	Morfoespecie 78	10
Morfoespecie 60	192	Morfoespecie 79	13
Morfoespecie 61	24	Morfoespecie 80	38
Morfoespecie 62	164	Morfoespecie 81	265
Morfoespecie 63	2	Morfoespecie 82	300
Morfoespecie 64	47	Morfoespecie 83	20
Morfoespecie 65	5	Morfoespecie 84	47
Morfoespecie 66	302	Morfoespecie 85	10
Morfoespecie 67	337	Morfoespecie 86	18
Morfoespecie 68	45	Morfoespecie 87	64
Morfoespecie 69	146	Morfoespecie 88	18

**Cuadro IV. Morfoespecies y su Abundancia para el sotobosque del FTS.**

<b>Morfoespecie</b>	<b>N° de Individuos</b>	<b>Morfoespecie</b>	<b>N° de Individuos</b>
Morfoespecie 89	25	Morfoespecie 99	41
Morfoespecie 90	20	Morfoespecie 100	53
Morfoespecie 91	14	Morfoespecie 101	39
Morfoespecie 92	150	Morfoespecie 102	9
Morfoespecie 93	33	Morfoespecie 103	6
Morfoespecie 94	48	Morfoespecie 104	10
Morfoespecie 95	180	Morfoespecie 105	21
Morfoespecie 96	138	Morfoespecie 106	15
Morfoespecie 97	158	Morfoespecie 107	10
Morfoespecie 98	5	Morfoespecie 108	5

El cuadro V, muestra el índice de diversidad  $\alpha$  de la serie logarítmica para cada estrato del bosque. Se observa una mayor diversidad en los doseles con respecto a los sotobosques y es el dosel del PNM el que registra el mayor valor con 6.534.

**Cuadro V. Índice de diversidad para los cuatro estratos muestreados**

<b>ESTRATO</b>	<b>PNM</b>	<b>FTS</b>
<b>DOSEL</b>	$\alpha=6.534$	$\alpha=5.797$
<b>SOTOBOSQUE</b>	$\alpha=2.755$	$\alpha=3.550$



La figura 5, muestra la distribución de las morfoespecies y los individuos para el dosel y sotobosque del PNM. En el dosel los meses de mayor riqueza de morfoespecies y de individuos ocurrió entre noviembre y diciembre de 1997. De la segunda mitad de julio a la primera mitad de octubre se registra una alta riqueza de morfoespecies de insectos e individuos.

Los primeros meses de muestreo que inician en marzo de 1997, registran una baja riqueza de morfoespecies que se extiende hasta finales de junio. El patrón de riqueza de morfoespecies parece ser bajo a inicios del año ya que enero febrero y marzo de 1998, con excepción del primer muestreo de febrero registran poca riqueza y abundancia de morfoespecies de insectos cecidógenos. En términos generales existe una correspondencia entre el aumento de morfoespecies y el número de individuos, con excepción de los muestreos realizados en marzo y el primero de noviembre donde el número de morfoespecies disminuyó pero el de individuos aumento, probablemente por la aparición de alguna especie dominante.

En cuanto al sotobosque el mes con mayor riqueza de morfoespecies fue diciembre no así el mes con mayor cantidad de individuos. El mes de marzo de 1997 fue donde se registró el mayor número de individuos y este mes ocupó segundo lugar en riqueza de morfoespecies de insectos cecidógenos. No existe un período estable de riqueza de morfoespecies, se observa un patrón de fluctuación durante todo el muestreo, influenciados probablemente por los cambios en la fenología de la planta hospedera de las diferentes morfoespecies. Junio y octubre son meses de importante riqueza de morfoespecies en este estrato. De la segunda mitad de enero hasta abril de 1998 los meses son de baja riqueza, lo mismo ocurre en mayo, julio agosto, septiembre y principalmente octubre de 1997.

La figura 6, muestra la distribución de morfoespecies e individuos para el dosel y sotobosque del FTS. En el dosel del FTS la riqueza de morfoespecies se mantuvo alta durante todo el período de muestreo sobresaliendo ligeramente el mes de julio con una mayor riqueza. Los meses con menor número de morfoespecies fueron la primera mitad de junio de 1997 y mayo de 1997 y de 1998.

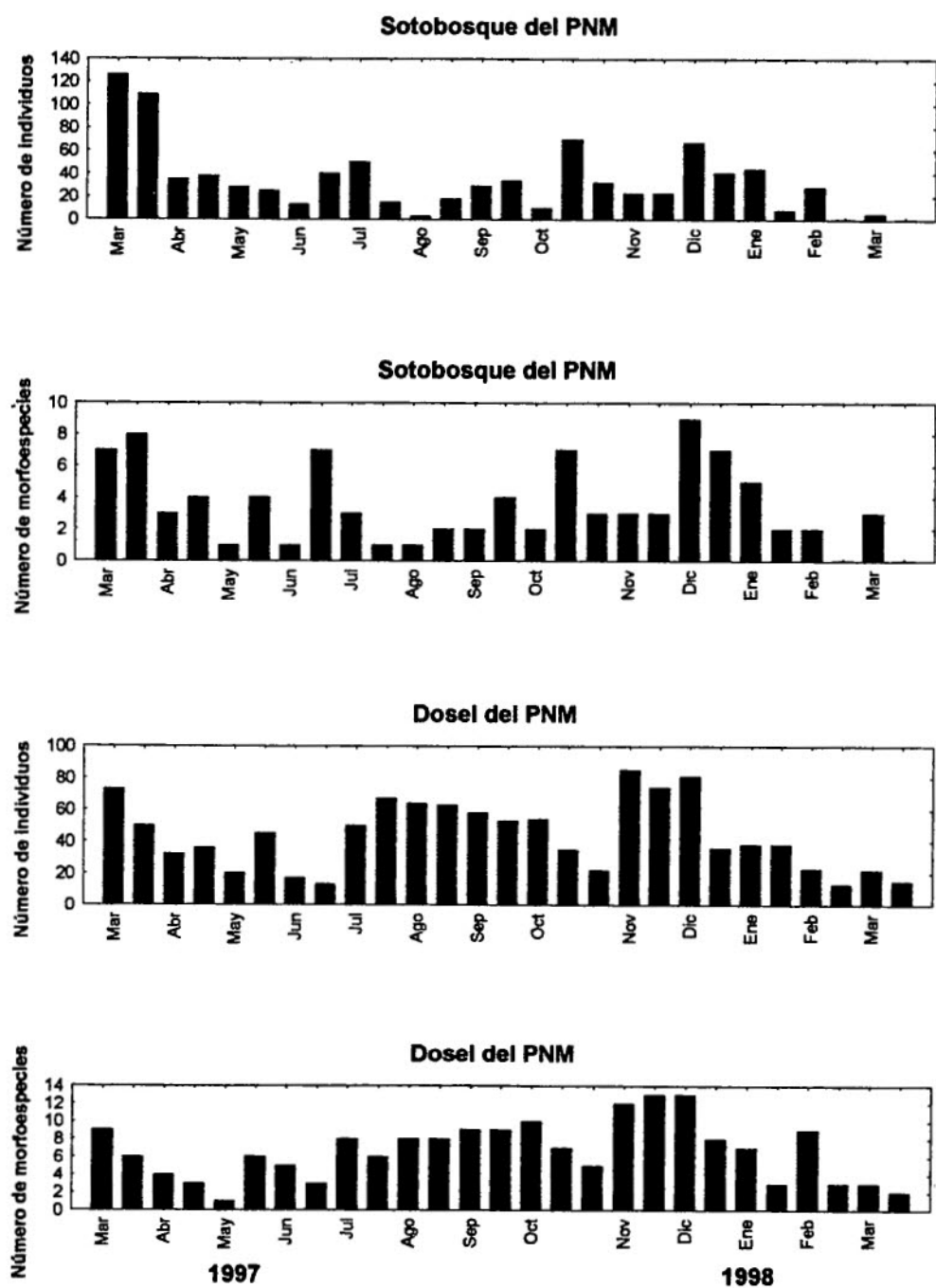


Fig. 5. Número de morfoespecies e individuos en los estratos del PNM.



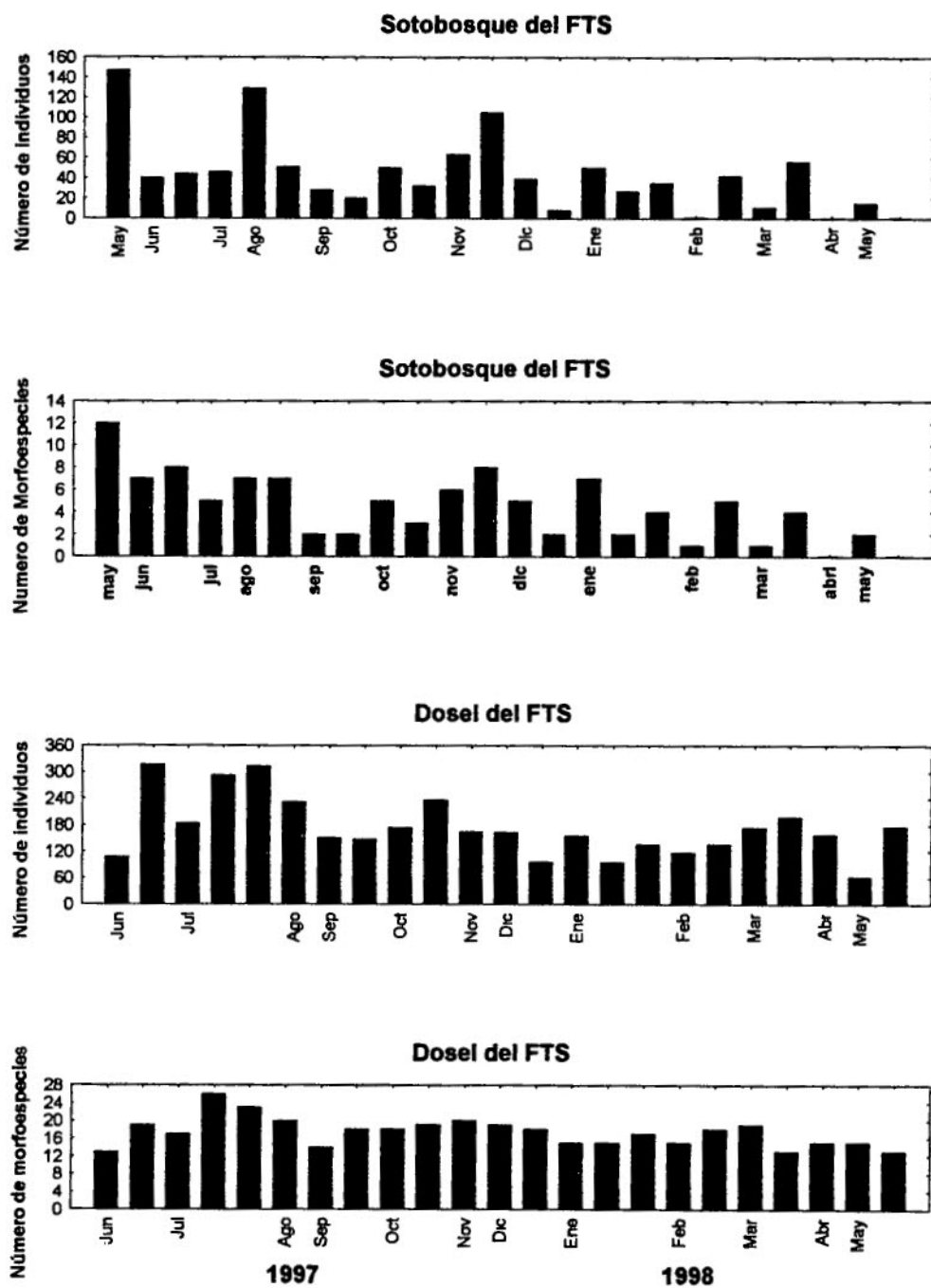


Fig. 6. Número de morfoespecies e individuos en los estratos del FTS.

En el sotobosque se observa dos periodos de riqueza de morfoespecies una mayor que inicia de mayo a agosto y otra mas ligera que ocurre de octubre a diciembre de 1997. La primera parte del mes de enero de 1998 presenta un importante aumento en la riqueza de morfoespecies sin embargo a partir de aquí ocurre una disminución alcanzando valores de cero morfoespecies en el mes de abril.

La abundancia de agallas para ambos estratos presenta igual patrón que el observado en el PNM, al aumentar las morfoespecies aumentan los individuos por lo que los meses de mayor riqueza son los de mayor abundancia.

Nuestro análisis estadístico indica que no existen diferencias en el número de morfoespecies de insectos cecidógenos para ambos bosques,  $\chi^2=0.5925$ ,  $p>0.05$ . Entre los doseles donde se registran un total de 72 morfoespecies y entre el sotobosque donde se registra 36 morfoespecies tampoco existen diferencias en el número de morfoespecies con un  $\chi^2=0.22$ ,  $p>0.05$  para ambos análisis. Solo existe diferencias en el número de morfoespecies de insectos cecidógenos del dosel y el sotobosque de un mismo lugar

En el PNM el análisis indica una diferencia entre los valores de insectos cecidógenos del dosel y el sotobosque con un  $\chi^2=6.480$   $p<0.05$  y para el dosel y sotobosque del FTS con un  $\chi^2=5.586$   $p<0.05$

En base a los resultados obtenidos podemos indicar que en el dosel del PNM existe una proporción de 2.1 insectos formadores de agallas con respecto al sotobosque y que para el dosel de FTS esta proporción es de 1.9 agallas que en el sotobosque. Es decir el número de insectos cecidógenos en el dosel es el doble del número de insectos cecidógenos en el sotobosque

## **2. Insectos Formadores de Agallas**

En nuestros estudios las morfoespecies de la familia Cecidomyiidae representan el 90%, (98 especies), de los insectos cecidógenos colectados (108 en total) Las morfoespecies de la familia Curculionidae, Psyllidae, y Pteromalidae representaron el 1.8% cada uno, (dos especies de

insectos de cada una de estas familias), los Eurytomidae representan el 3.7%, (3 especies) y los Buprestidae el 0.9%, (una sola especie, *Hylaeogena thoracica*)

El cuadro VI, muestra el número de agallas diferentes para cada planta, la familia del insecto cecidógenos que la forma y el número de la morfoespecie asignado al insecto en el dosel del PNM. En este estrato de las 34 morfoespecies de agallas el 82% (28) fueron inducidos por morfoespecies de la familia Cecidomyiidae, la familia Eurytomidae y Curculionidae, representan el seis por ciento cada una, con dos morfoespecies; la familia Pteromalidae, el tres por ciento, con una morfoespecie, al igual que la familia Buprestidae con la especie *Hylaeogena thoracica*.

El cuadro VII, muestra la misma información para el sotobosque de PNM en este estrato el 100% de las morfoespecies pertenecen a la familia Cecidomyiidae.

Los cuadros VIII y IX indican el número de morfoespecies de agallas por planta, la familia del insecto y el número designado a la morfoespecies del sotobosque y el dosel del FTS respectivamente. En el dosel de las 38 morfoespecies el 86% (33) son morfoespecies de la familia Cecidomyiidae. La familia Eurytomidae y Psyllidae representan el 6% (dos morfoespecies), cada una y la familia Pteromalidae el 2% con una morfoespecie. En el sotobosque el FTS como en el del PNM el 100% de las morfoespecies pertenecen a la familia Cecidomyiidae.

**Cuadro VI. Plantas hospederas y sus insectos cecidógenos en el dosel del PNM.**

Familia de Planta	Especie de planta	Agallas por Planta	Familia del insecto	Morfoespecie de Insectos
ASTERACEAE	<i>Mikania leiostachya</i>	2	Cecidomyiidae	Morfoespecie 11
			Cecidomyiidae	Morfoespecie 12
BIGNONIACEAE	<i>Amphilophium paniculatum</i>	4	Cecidomyiidae	Morfoespecie 9
			Cecidomyiidae	Morfoespecie 10
			Buprestidae	Morfoespecie 7
			Curculionidae	Morfoespecie 8
	<i>Phryganocydia corymbosa</i>	1	Cecidomyiidae	Morfoespecie 26
BORAGINACEAE	<i>Cordia alliodora</i>	2	Cecidomyiidae	Morfoespecie 4
			Cecidomyiidae	Morfoespecie 5
COMBBRETACEAE	<i>Combretum fruticosum</i>	2	Cecidomyiidae	Morfoespecie 20
			Cecidomyiidae	Morfoespecie 34
	<i>Combretum decandrum</i>	1	Cecidomyiidae	Morfoespecie 32
DILLENIACEAE	<i>Dolioscarpus major</i>	1	Pteromalidae	Morfoespecie 14
LACISTEMATACEAE	<i>Lacistema aggregatum</i>	2	Cecidomyiidae	Morfoespecie 21
			Cecidomyiidae	Morfoespecie 22
LAURACEAE	<i>Nectandra cuspidata</i>	1	Cecidomyiidae	Morfoespecie 6
	<i>Phoebe mexicana</i>	1	Curculionidae	Morfoespecie 16
LEGUMINOSAE	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	3	Cecidomyiidae	Morfoespecie 1
			Cecidomyiidae	Morfoespecie 2
			Cecidomyiidae	Morfoespecie 3
LORANTHACEAE	<i>Psittacanthus chrismann</i>	1	Cecidomyiidae	Morfoespecie 33
MORACEAE	<i>Castilla elastica</i>	1	Cecidomyiidae	Morfoespecie 13
	<i>Ficus insipida</i>	1	Eurytomidae	Morfoespecie 24
	<i>Cecropia longipes</i>	1	Cecidomyiidae	Morfoespecie 25
	<i>Cecropia obtusifolia</i>	2	Cecidomyiidae	Morfoespecie 27
			Cecidomyiidae	Morfoespecie 28
	<i>Cecropia peltata</i>	1	Cecidomyiidae	Morfoespecie 29
RHAMNACEAE	<i>Gouania lupuloides</i>	1	Cecidomyiidae	Morfoespecie 31
SAPINDACEAE	<i>Serjania mexicana</i>	1	Cecidomyiidae	Morfoespecie 15
	<i>Cupania latifolia</i>	1	Cecidomyiidae	Morfoespecie 23
SAPOTACEAE	<i>Chrysophyllum cainito</i>	1	Cecidomyiidae	Morfoespecie 19
TILIACEAE	<i>Luehea speciosa</i>	1	Eurytomidae	Morfoespecie 30
VITACEAE	<i>Vitis tiliifolia</i>	2	Cecidomyiidae	Morfoespecie 17
			Cecidomyiidae	Morfoespecie 18
15	23	34		

**Cuadro VII. Plantas hospederas y sus insectos cecidógenos en el sotobosque del PNM.**

Familias de Planta	Especie de Planta	Agallas por planta	Familia del insectos	Morofespecie de Insectos
FABACEAE	<i>Prioria copaifera</i>	1	Cecidomyiidae	morofespecie 35
	<i>Inga sp</i>	1	Cecidomyiidae	morofespecie 41
MYRTACEAE	<i>Stylogyne standleyi</i>	1	Cecidomyiidae	morofespecie 42
BIGNONIACEAE	<i>Phryganocydia corymbosa</i>	1	Cecidomyiidae	morofespecie 48
	<i>Cydista sp.</i>	1	Cecidomyiidae	morofespecie 46
ROSACEAE	<i>Hirtella racemosa</i>	1	Cecidomyiidae	morofespecie 39
SAPINDACEAE	<i>Serjania mexicana</i>	1	Cecidomyiidae	morofespecie 43
PIPERACEAE	<i>Piper aequale</i>	1	Cecidomyiidae	morofespecie 40
LACISTEMATACEAE	<i>Lacistema aggregatum</i>	2	Cecidomyiidae	morofespecie 37
			Cecidomyiidae	morofespecie 38
ASTERACEAE	<i>Mikania leiostachya</i>	1	Cecidomyiidae	morofespecie 44
RUBIACEAE	<i>Alseis blackiana</i>	1	Cecidomyiidae	morofespecie 45
	<i>Psychotria pubescens</i>	1	Cecidomyiidae	morofespecie 36
ARALEACEAE	<i>Dendropanax s.p</i>	1	Cecidomyiidae	morofespecie 50
	<i>Paquistera s.p</i>	1	Cecidomyiidae	morofespecie 49
CHRYSOBALANACEAE	<i>Lycania sp</i>	1	Cecidomyiidae	morofespecie 47
<b>Total=11</b>	<b>15</b>	<b>16</b>		

**Cuadro VIII. Plantas hospederas y sus insectos cecidógenos en el sotobosque del FTS.**

Familia de Planta	Especie de Planta	Agallas por planta	Familia del Insecto	Morfoespecie de Insectos
CONVOLVULACEAE	<i>Odontodenia punctulosa</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 99
ARACEAE	<i>Philodendron sp</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 105
ARALIACEAE	<i>Dendropanax arboreus</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 100
FABACEAE	<i>Inga peizifera</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 94
CLUSIACEAE	<i>Tovomita stylosa</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 91
	<i>Tovomita longifolia</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 98
LACISTEMATACEAE	<i>Lacistema aggregatum</i>	2	Cecidomyiidae	morfoespecie 103
			Cecidomyiidae	morfoespecie 104
LILIACEAE	<i>Smilax panamensis</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 89
MELASTOMATACEAE	<i>Miconia sp</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 95
	<i>Clidemia strigilosa</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 106
MORACEAE	<i>Brosimum utile</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 93
OLACACEAE	<i>Heisteria scandens</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 97
POLYGONACEAE	<i>Coccoloba panamensis</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 92
RHIZOPHORACEAE	<i>Casipourea elliptica</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 90
RUBIACEAE	<i>Psychotria chagrensis</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 101
STERCULIACEAE	<i>Theobroma bernouli</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 96
VOCHYSIACEAE	<i>Vochisia ferruginea</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 102
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha diversifolia</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 107
NYCTAGINACEAE	<i>Nea amplifolia</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 108
<b>Total=17</b>	<b>19</b>	<b>20</b>		



**Cuadro IX. Plantas hospederas y sus insectos cecidógenos en el dosel del FTS.**

Familia de Planta	Especies de Planta	Agallas por planta	Familia de insectos	Morfoespecie de insecto
ANACARDIACEAE	<i>Tapirira guianensis</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 54
ANNONACEAE	<i>Guateria demeterum</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 74
APOCYNACEAE	<i>Aspidosperma cruenta</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 60
	<i>Tabernaemontana arborea</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 83
BIGNONIACEAE	<i>Jacaranda sp</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 65
BORAGINACEAE	<i>Cordia bicolor</i>	2	Cecidomyiidae	morfoespecie 72
			Cecidomyiidae	morfoespecie 73
BURSERACEAE	<i>Protium panamense</i>	1	Psyllidae	morfoespecie 57
CLUSIACEAE	<i>Clusia sp.</i>	2	Cecidomyiidae	morfoespecie 58
			Cecidomyiidae	morfoespecie 88
	<i>Calophyllum longifolium</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 59
	<i>Tomovita longifolia</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 79
	<i>Tovornita sp</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 85
CONVOLVULACEAE	<i>Odontodenia punctulosa</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 82
EUPHORBIACEAE	<i>Pera arborea</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 51
FABACEAE	<i>Dussia munda</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 66
	<i>Lonchocarpus longifolium</i>	2	Cecidomyiidae	morfoespecie 68
			Psyllidae	morfoespecie 67
	<i>Dussia sp</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 75
	<i>Inga peyzifera</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 70
	<i>Inga cocloeensis</i>	1	Eurytomidae	morfoespecie 80
MALPIGHIACEAE	<i>Hiraea guapara</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 77
MELIACEAE	<i>Carapa guianensis</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 71
MORACEAE	<i>Pourouma bicolor</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 62
	<i>Cecropia sp.</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 63
	<i>Poulsenia armata</i>	1	Pteromalidae	morfoespecie 69
	<i>Perebea xanthochyma</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 78
	<i>Ficus nymphaeaefolia</i>	1	Eurytomidae	morfoespecie 87
MYRISTICACEAE	<i>Virola sp</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 64
	<i>Virola serbifera</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 86
OCHNACEAE	<i>Cespedezia macrophylla</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 84
RHIZOPHORACEAE	<i>Casipourea elliptica</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 55
ROSACEAE	<i>Licania hypoleuca</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 76
	<i>Marantes panamensis</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 81
HIPPOCRATACEAE	<i>Tontelea richardiil</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 56
SAPINDACEAE	<i>Matayba apetala</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 61
SAPOTACEAE	<i>Maniakara bidentata</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 52
SIMARUOBACEAE	<i>Simaruoba amara</i>	1	Cecidomyiidae	morfoespecie 53
<b>Total=21</b>	<b>35</b>	<b>38</b>		



### **3. Plantas Hospederas**

En el anexo II se encuentra el nombre y la familia de cada una de las especies de plantas muestreadas en los dos bosques. Resultando un total de 258 especies de plantas y 546 individuos muestreados. De estas 258 especies de plantas, 138 se encontraron en el PNM y 120 en el FTS.

En el PNM 53 de las 138 especies de plantas estaban en el dosel y 85 en el sotobosque. En el dosel se muestrearon 101 individuos y 160 en el sotobosque.

En el FTS de las 120 especies de plantas muestreadas 57 estaban en el dosel y 63 en el sotobosque. En el dosel se muestrearon 80 individuos y 205 en el sotobosque, lo que completa el total de 546 individuos muestreados.

De las 138 especies de plantas muestreadas en el PNM 38 especies fueron infestadas por insectos cecidógenos, lo que corresponde a un 27% de infestación con respecto al total de especies de plantas para este bosque, 23 de estas 38 especies de plantas infestas se registraron en el dosel y 15 en el sotobosque. En el dosel del PNM el porcentaje de infestación de plantas es de 43% producto de 23 especies de plantas infestadas de 53 muestreadas, en el sotobosque el porcentaje de infestación es de 18% producto de 15 especies de plantas infestadas de 85 muestreadas. El cuadro VI y VII muestran el nombre de las especies infestadas para el dosel y el sotobosque del PNM.

En el FTS de las 120 especies de plantas muestreadas, 54 especies estuvieron infestadas, lo que corresponde a un 45% de infestación para las especies de plantas de este bosque, de estas 54 especies de plantas infestadas 35 estuvieron en el dosel del bosque y 19 en el sotobosque. En el dosel del FTS el porcentaje de infestación de plantas es de 61% producto de 35 especies de plantas infestadas de 57 muestreadas, en el sotobosque el porcentaje de infestación es del 30% producto de 19 especies de plantas infestadas de 63 muestreadas. El cuadro VIII y IX muestran el nombre de las especies infestadas para el sotobosque y el dosel del FTS.

Un total de 91 especies de plantas fueron infestadas, por insectos cecidógenos, de las 258 muestreadas, lo que equivale a un 35% de infestación para todas las plantas del muestreo.

De las 138 especies de plantas muestreadas en el PNM 17 fueron comunes para el dosel y el sotobosque; de estas tres especies de planta fueron infestadas, por morfoespecies de la familia Cecidomyiidae; *Mikania Leiostachya*, *Phryganocydia corymbosa* y *Serjania mexicana*, solo la primera estaba infestada por la misma morfoespecie. De las 120 especies de plantas muestreadas en el Fuerte Sherman hubieron 16 especies de plantas comunes entre el dosel y el sotobosque encontrándose, tres especies de plantas infestadas comunes, *Cassipourea elliptica*, *Odontodenia punctulosa*. y *Tovomita longifolia*, todas infestadas por morfoespecies de la familia Cecidomyiidae, pero sólo la última es infestada por el mismo Cecidomyiidae en ambos estratos

No hubo ninguna especie de planta común entre el dosel del PNM y el dosel del FTS. Hubieron dos especies de plantas comunes a ambos sotobosque *Lacistema aggregatum* e *Hirtella racemosa*. *Lacistema agregatum* estuvo infestada en ambos lugares con los mismos dos Cecidomyiidae formadores de agalla, *Hirtella racemosa* sólo estuvo infestada en el sotobosque del PNM.

De las 108 morfoespecies de insecto cecidógenos encontrados cuatro morfoespecies infestan más de una especie de planta. Basado en la forma de la agalla, la larva y en el parasitoide que la ataca, podemos señalar que la morfoespecie que infesta la especie de planta *Combretum fruticosum* es la misma que infesta *Combretum decandrum*. La morfoespecie que infesta todas las especies de *Cecropia* muestreadas en el dosel del PNM, con excepción de la morfoespecie 28, es la misma La morfoespecie que infesta *Pourouma bicolor* en el dosel del FTS es igual a la que infesta la especie de *Cecropia* de este mismo estrato. Por lo que de las 108 morfoespecies de insectos cecidógenos, 104 son específicas para su planta hospedera. Lo que equivale a un 96.3% de especificidad.

Las familias de plantas más afectadas por los insectos cecidógenos fueron en su orden: la Moraceae con diez especies de plantas infestadas, la Leguminosae con ocho especies de plantas y la Clusiaceae con cinco.

Las especies de plantas más afectadas en PNM fueron *Amphilophium paniculatum* que presenta cuatro agallas diferentes, *Enterolobium cyclocarpum* que presenta tres, *Vittis tilifolia*,

*Lacistema aggregatum*, *Cecropia obtusifolia*, *Cordia alliodora*, *Cumbretum fruticosum* y *Mikania leiostachia* presentaron dos morfoespecies. En el FTS *Cordia bicolor*, *Lonchocarpus longifolium* y una especie del género *Clusia* presentan dos morfoespecies cada una.

De las 258 especies de plantas muestreadas, 203 son árboles o arbustos y 55 son lianas. De estas 203 especies de plantas con hábito arbóreo o arbustivo 26 se registran en el dosel del PNM, 77 en el sotobosque del mismo lugar, 44 en el dosel del FTS y 56 en su sotobosque.

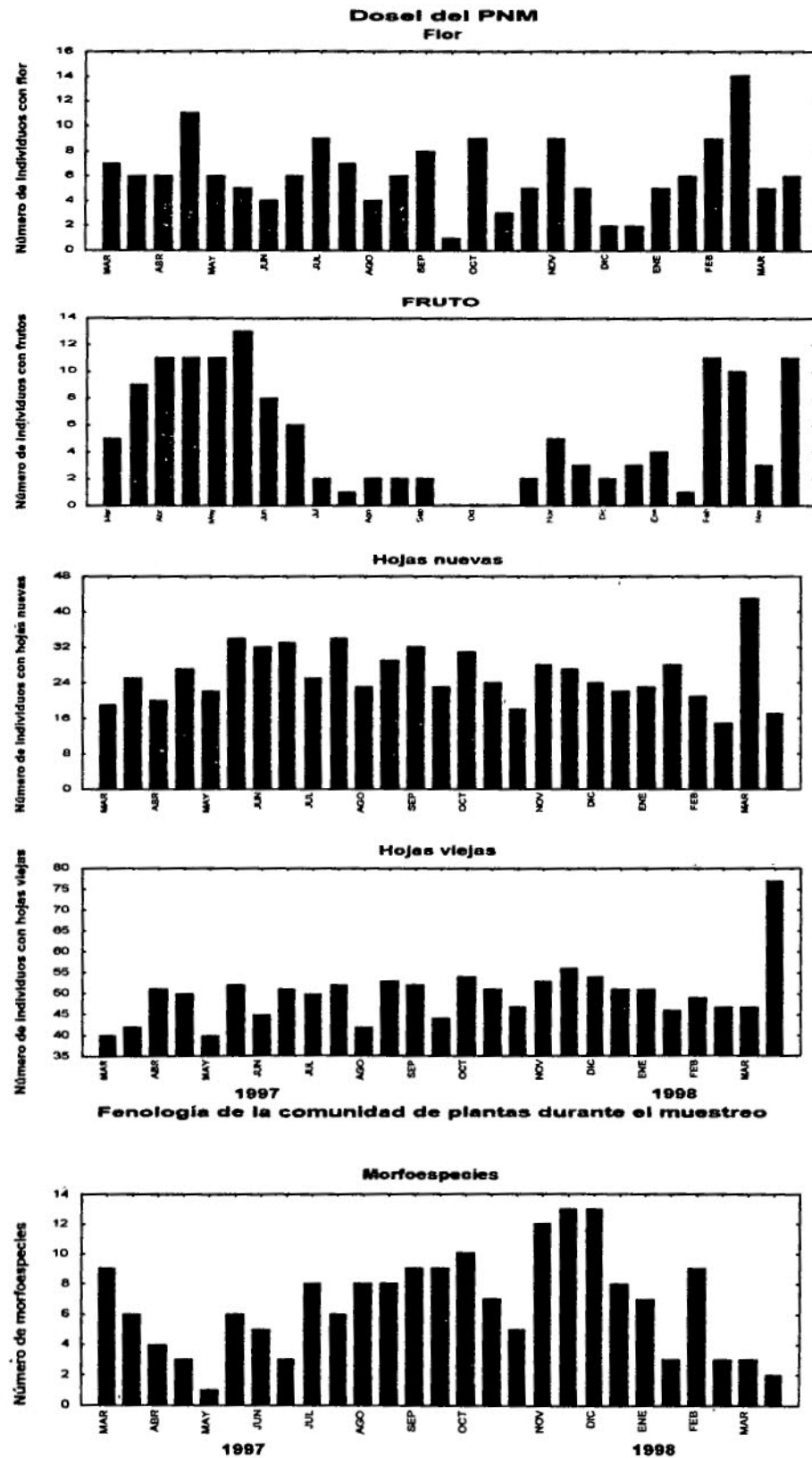
De las 55 especies de plantas con hábito de lianas, 27 se registran en el dosel del PNM, ocho en el sotobosque de este lugar, 13 en el dosel del FTS y siete en su sotobosque.

Tomando cada valor con respecto al hábito dentro de cada uno de los estratos, como un 100%, podemos indicar que en el dosel del PNM el 57% de los 26 árboles o arbustos fueron infestados (15 de 26), y el 29.62% de las lianas de este estrato fueron infestadas (ocho lianas de las 27 que se registraron), en el sotobosque 13 de 77 arbustos o juveniles de árboles fueron infestados lo que equivale al 16.88%, y el 25% de las lianas en este estrato fueron afectadas (dos de las ocho registradas).

En el FTS el 70.45% de los árboles y arbustos del dosel fueron afectados (31 de 44 registrados), el 30.76% del total de lianas fue infestadas (cuatro de 13). En el sotobosque el 28.57% del total de los arbustos y juveniles de árboles fueron infestados lo que corresponde a 16 de las 56 especies registradas con este hábito y en el sotobosque el 42.86% de todas las lianas fueron infestadas (tres de las siete registradas).

### **Fenología y Estacionalidad**

La figura 112, muestra la riqueza de morfoespecies de insectos cecidógenos y la fenología de la comunidad de plantas durante el muestreo para el dosel del PNM. En este estrato no se observa un patrón de concordancia entre los meses de mayor riqueza de insectos cecidógenos y la producción de flores y frutos por parte de la comunidad de plantas. La disponibilidad de las hojas maduras parece ser un factor que influye en la riqueza de morfoespecies. De octubre de 1997 a febrero de 1998 ocurre una sincronía en la fluctuación de la disponibilidad de hojas.



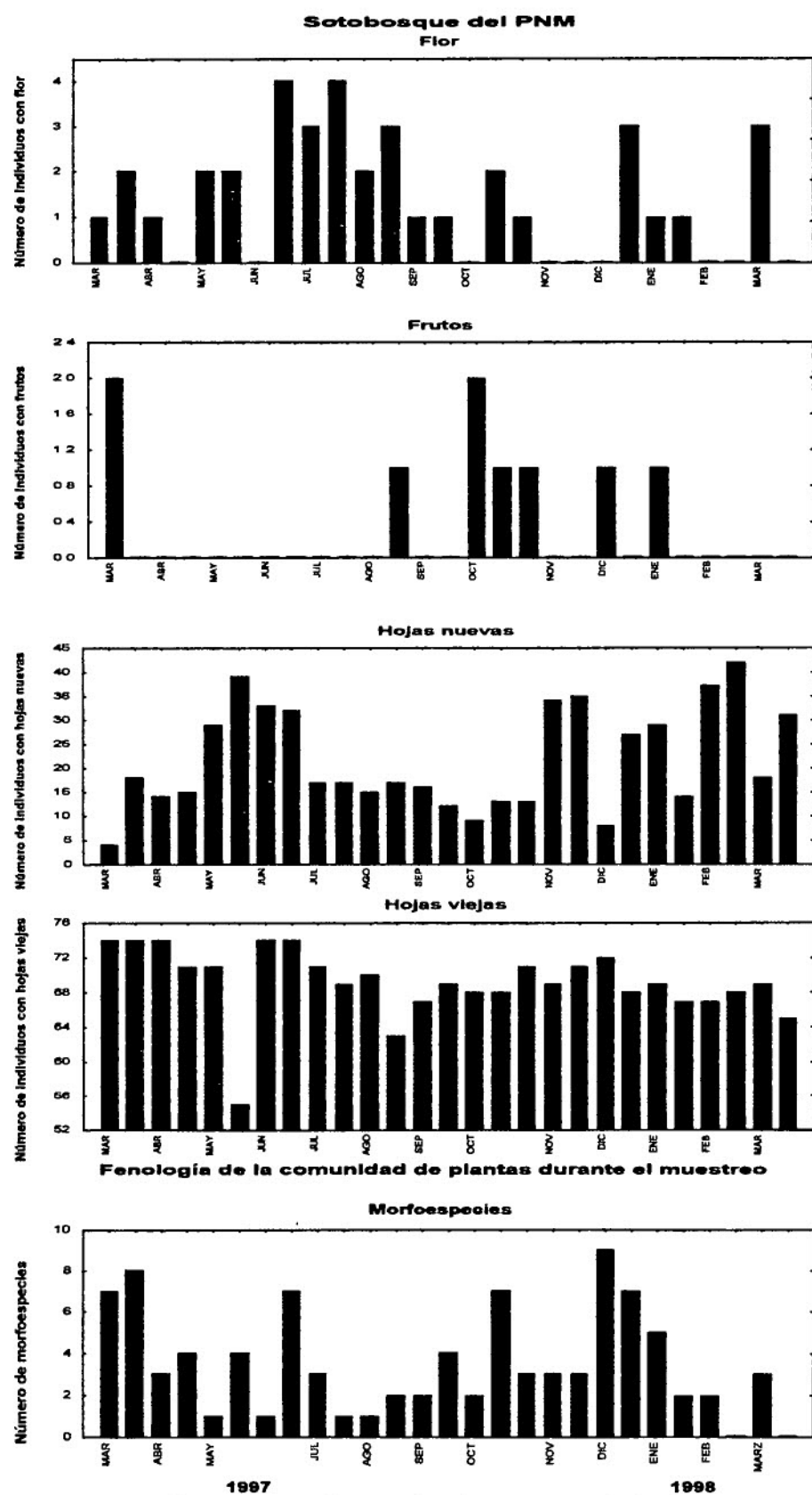


maduras y la riqueza de insectos. Sin embargo, el mes donde hubo la mayor disponibilidad de hojas maduras de las especies de plantas en la comunidad, marzo de 1998, no coincidió con el mes de mayor riqueza de insectos cecidógenos (noviembre y diciembre). De julio a octubre meses donde la riqueza de insectos fue constante y sobresaliente la disponibilidad de hojas maduras en la comunidad de plantas no registra un aumento o una similar fluctuación.

La producción de hojas nuevas en la comunidad de plantas fue un proceso constante durante todo el período de muestreo, mayo, junio, septiembre y octubre sobresalen como los meses donde se produjo una mayor cantidad de hojas nuevas por parte de la comunidad de plantas durante 1997, meses no coincidentes con la mayor riqueza de insectos. Noviembre y diciembre son los meses donde se registró la tercera más alta producción de hojas nuevas, meses donde ocurrió la mayor riqueza de insectos cecidógenos para este estrato. El muestreo donde se registró la mayor producción de hojas nuevas corresponde al efectuado en la primera mitad de marzo, muestreo y mes donde se registra una de las más bajas riqueza de morfoespecies de insectos para este estrato. Tampoco se observa una fluctuación en la distribución de las morfoespecies y la producción de hojas nuevas.

La producción de flores fue continua durante todo el año de muestreo por parte de la comunidad de plantas pero no parece tener una influencia directa en la riqueza de los insectos cecidógenos. La producción de frutos también presenta una consistencia durante el año existiendo un período de producción importante de marzo a junio de 1997 luego fluctúa ocurriendo meses de ausencia, pero no tiene influencia directa sobre los insectos cecidógenos.

La figura 113, muestra el número de morfoespecies y la fenología de la comunidad de plantas durante el período de muestreo para el sotobosque del PNM. Diciembre y luego marzo fueron los meses con mayor riqueza de insectos, seguido por el segundo muestreo de junio y el de octubre. Sólo ocurre una sincronía en marzo de 1998 donde hubo una elevada disponibilidad de hojas maduras y una importante riqueza de especies, en los otros meses no se observa una relación entre los períodos de mayor disponibilidad de hojas maduras y la riqueza de las morfoespecies.



**Fig. 113. Número de morfoespecies durante el período de muestreo**



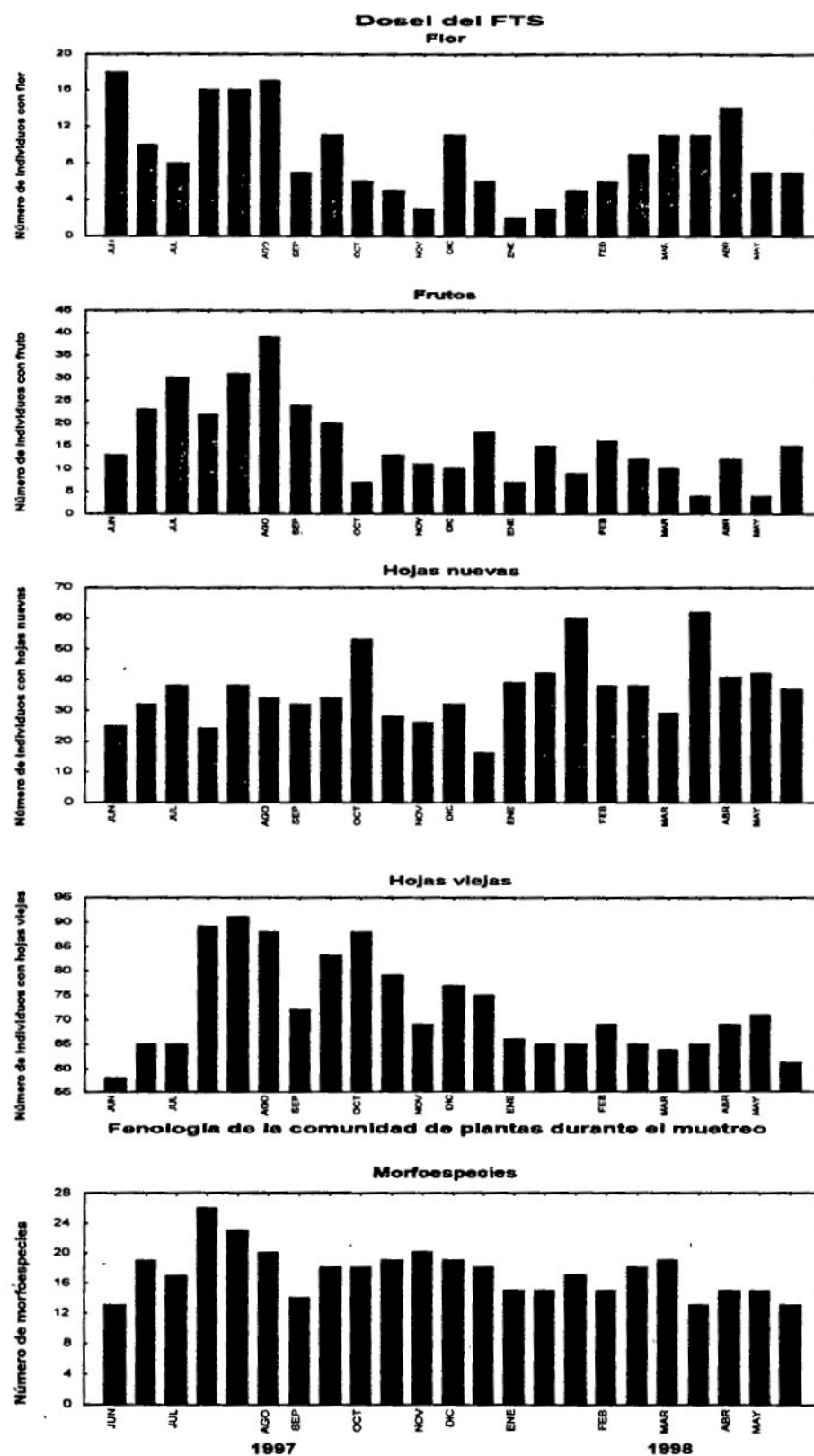
tampoco se observa un patrón similar en las fluctuaciones de ambas distribuciones que permita asumir alguna relación.

La producción de hojas nuevas por parte de la comunidad de plantas fue continua durante todo el muestreo importantes meses de producción son de mayo a junio de 1997, noviembre del mismo año y febrero de 1998, meses donde no ocurrió una importante riqueza de insectos cecidógenos, con excepción de junio.

En este estrato hubo producción de flores durante todo el muestreo. Con picos de importancia de junio a agosto de 1998 combinado con meses de ausentismo, la producción de frutos es más restringida y se acumula de agosto a enero ausentándose durante los otros meses con excepción de marzo. Sin embargo la distribución de estas dos variables no es coincidente con la de las morfoespecies de insectos.

En el dosel del FTS, figura 114, la riqueza de morfoespecies se mantuvo alta durante todo el período de muestreo sobresaliendo en los meses de julio, agosto y noviembre, seguidos del segundo muestreo de junio y octubre y el primero de diciembre de 1997 y marzo de 1998. Concordando con una mayor disponibilidad de hojas maduras por parte de la comunidad de plantas Julio, fue el mes de mayor disponibilidad de hojas maduras seguido de octubre, agosto y septiembre meses donde se dio una importante riqueza de insectos. Las fluctuaciones de junio a octubre de ambas distribuciones guardan relación disminuyendo la riqueza de morfoespecie de insectos al disminuir la disponibilidad de hojas maduras, ocurre también de diciembre enero y de abril a mayo.

La producción de hojas nuevas por parte de la comunidad de plantas en este estrato ocurrió en los meses de marzo de 1997, enero de 1998, octubre (primer muestreo) y mayo de 1997 meses donde la riqueza de morfoespecies de insectos no es sobresaliente. La distribución de las dos variables tampoco muestra una coincidencia en su patrón de fluctuación, sin embargo la producción de hojas nuevas fue constante durante todo el muestreo. Agosto, julio, septiembre y junio son los meses donde la producción de frutos fue más elevada, de junio a agosto es un importante período para la producción de este órgano concordando con los meses de mayor



**Fig. 114. Número de morfoespecies durante el período de muestreo**

producción de insectos, a pesar de esto el patrón de fluctuación de las morfoespecies y la producción de frutos no es similar durante el resto del muestreo

La producción de flores fue permanente durante el muestreo ocurriendo dos períodos de importancia el primero y más importante de junio a septiembre de 1997, el segundo de febrero a mayo de 1998, diciembre muestra una elevada producción de flores, aunque la producción de flores durante el primer período de importancia coincide con el meses de mayor riqueza de insectos, los restantes meses no guardan relación y las fluctuaciones son independientes.

La figura 115, muestra la riqueza de morfoespecies de insectos cecidógenos y la fenología de la comunidad de plantas durante el muestreo. En este estrato mayo y noviembre principalmente, seguidos de junio, agosto y octubre de 1997 y enero de 1998 son los meses donde se observa el mayor número de morfoespecies de insectos cecidógenos. No existiendo una concordancia en la máxima disponibilidad de hojas maduras que ocurre en los muestreos de junio, el primero de septiembre, octubre noviembre y diciembre de 1997 y abril de 1998, la disponibilidad de hojas maduras fue muy constante durante el muestreo con excepción del segundo muestreo de septiembre de 1997 donde se observa un drástico bajón en la disponibilidad de hojas maduras. El patrón de fluctuación de la disponibilidad de hojas maduras sólo guarda relación en el mes de junio con la riqueza de morfoespecies de insectos. Agosto de 1997, febrero y marzo de 1998 son los meses de mayor producción de hojas nuevas por parte de la comunidad de plantas, meses en que la riqueza de morfoespecies no presenta un importante incremento, el patrón de producción de las hojas nuevas no guarda una relación con el patrón de fluctuación de la riqueza de insectos. La producción de frutos fluctuó durante todo el muestreo con un periodo de importancia de agosto a octubre de 1997. La producción de flores presenta un patrón muy diferente en este estrato, la comunidad produce flores durante varios meses interrumpiéndose por cortos períodos e iniciando nuevamente. Sin embargo, al igual que los frutos no guarda una relación ni en la máxima presencia ni en la fluctuación de los insectos cecidógenos. El análisis estadístico de las tablas de contingencia muestra solo dependencia entre la disponibilidad de hojas maduras y la riqueza de insectos cecidógenos para ambos doseles ( $\chi^2=9.77, p<0.05$  en el



dosel del PNM y  $\chi^2=11.22, p<0.05$  para el dosel del FTS)), el mismo tipo de análisis muestra que la producción de los otros órganos en los doseles y en los sotobosques son independientes a la riqueza de insectos cecidógenos.

La figura 116, muestra la dispersión de las morfoespecies de insectos cecidógenos con respecto a el número de especies con hojas maduras para cada uno de los estratos muestreados, en el dosel del PNM se observa que cuando hubo una mayor producción de hojas nuevas ocurrieron pocas morfoespecies, la mayor concentración de morfoespecies se da cuando hay baja o mediana producción de hojas nuevas. En el sotobosque del mismo lugar existe una mayor dispersión de las morfoespecies con respecto a la producción de hojas nuevas, el mayor número de morfoespecies ocurre sin embargo hacia periodos de baja producción de hojas nuevas por parte de la comunidad de plantas y no hay diferencia entre el número de las morfoespecies cuando hay mediana y alta producción de hojas nuevas.

En el dosel del FTS la mayor concentración de morfoespecies ocurre en periodos donde la producción de hojas nuevas por las especies de la comunidad es intermedia o baja, pocas morfoespecies se registran cuando hay alta producción de hojas nuevas, por las especies de planta.

La acumulación de morfoespecies en el sotobosque del FTS ocurre mayormente cuando hay baja producción de hojas nuevas en la comunidad de plantas seguido de cuando la producción de hojas nuevas es intermedia y escasas morfoespecies cuando es alta

La figura 117 muestra la distribución de las morfoespecies con respecto a la disponibilidad de hojas maduras por parte de las especies en la comunidad de plantas. En el dosel del PNM existe una mayor concentración de las morfoespecies hacia periodos donde la disponibilidad de hojas maduras es baja en las plantas de la comunidad

En el sotobosque del PNM y del FTS ocurre algo similar la mayor concentración de morfoespecies ocurre cuando hay mayor disponibilidad de hojas maduras.

En el dosel del FTS no existe un área de mayor concentración sin embargo se da una ligera inclinación de morfoespecies cuando la disponibilidad de hojas maduras es intermedia o baja.

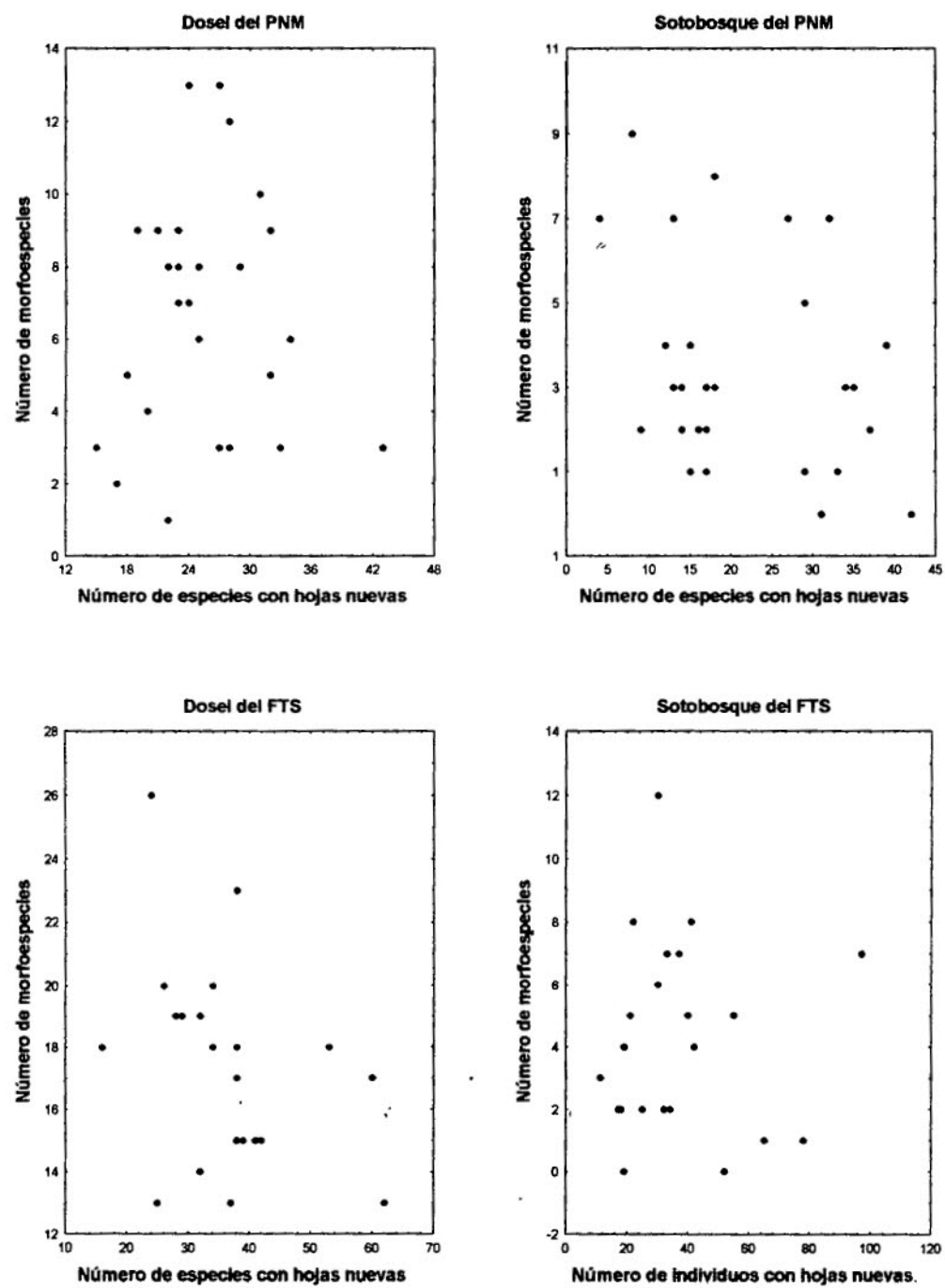


Fig. 116. Dispersión de las morfoespecies de insectos Cecidógenos con respecto a la disponibilidad de hojas nuevas



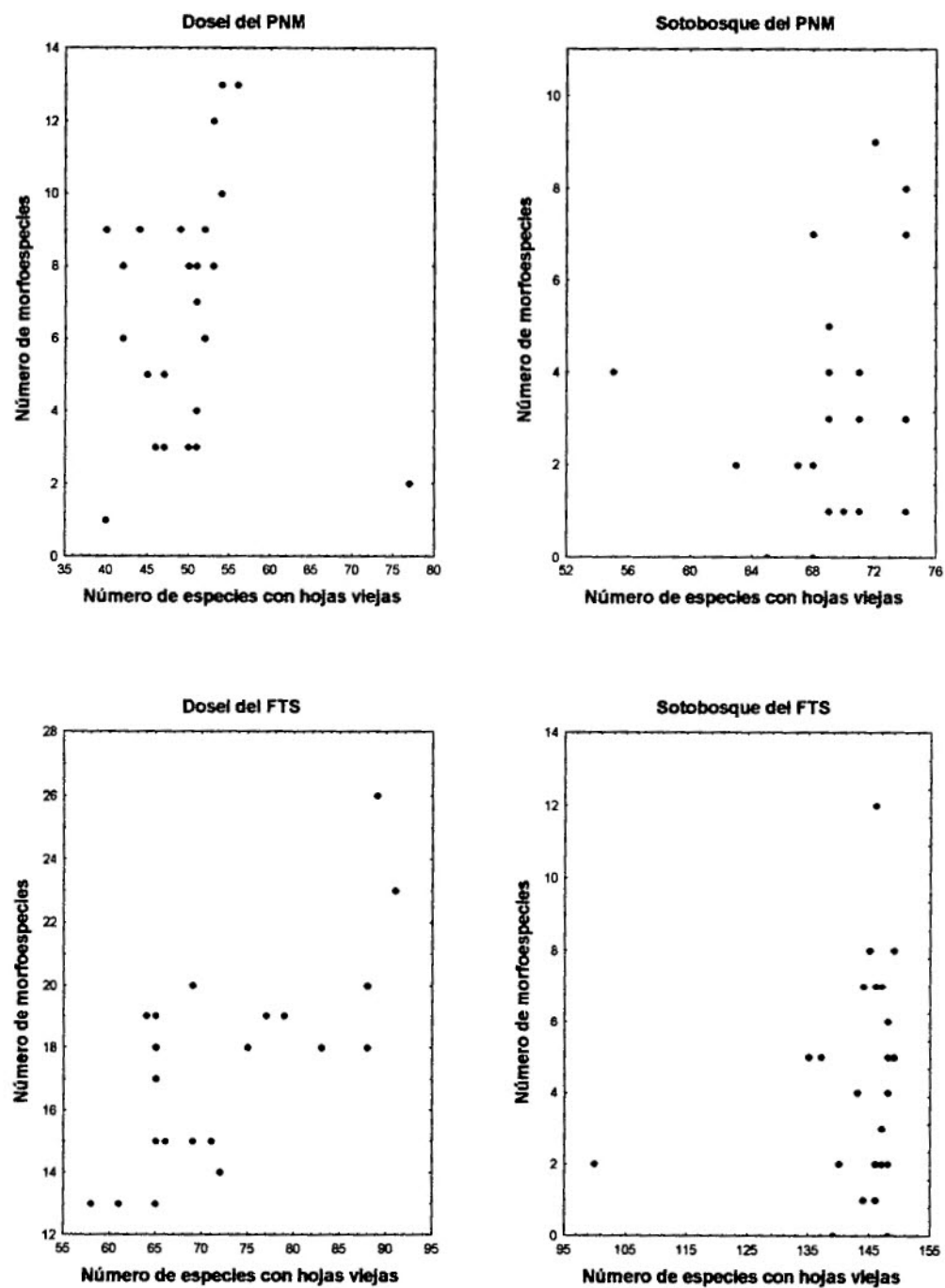


Fig. 117. Dispersión de las morfoespecies de Insectos cecidógenos con respecto a la disponibilidad de hojas viejas

La figura 118, muestra la distribución de las morfoespecies con respecto a la producción de flores en el PNM, nuevamente la acumulación de morfoespecies ocurre hacia períodos de baja y mediana producción de flores por las especies de la comunidad siendo escasa la riqueza de morfoespecies a alta producción. En los sotobosque ocurre similar comportamiento y la mayor concentración se da cuando hay baja producción de flores.

En el dosel del FTS existe una mayor dispersión de los valores existiendo, sin embargo una mayor concentración hacia períodos de mediana y baja producción de flores.

En cuanto a la producción de frutos, figura 119, el patrón de acumulación es similar al de las flores para el sotobosque de ambos lugares.

En el dosel del PNM la mayor concentración de morfoespecies ocurre hacia períodos de baja producción de frutos en la comunidad y no hay diferencias en el número de morfoespecies cuando hay mediana o alta producción de frutos

En el dosel del FTS la mayor acumulación ocurre cuando la producción de frutos es baja siendo muy distante cuando es media y escasa cuando es alta.

La figura 120, muestra la riqueza de morfoespecies de insectos cecidógenos y los factores climáticos de precipitación pluvial, temperatura y humedad durante los meses de muestreo para el dosel y sotobosque del PNM La figura 121, muestra la misma información para el dosel y el sotobosque del FTS, el análisis de regresión múltiple muestra que sólo existe relación entre la precipitación pluvial y el número de morfoespecies en el dosel del PNM ( $F=5.05$ ,  $r=.561$   $p<05$ ). Los otros factores tanto en el dosel del PNM como en los otros estratos de ambos bosques no presentan ninguna relación.

Utilizando sólo la información fenológica de cada una de las 91 especies de plantas infestadas en la comunidad y la fluctuación, estacionalidad o momento de aparición de cada una de las 108 morfoespecies (ver gráficas del anexo I), podemos indicar que el 64% (69 de 108) de las morfoespecies aparecieron mientras las especies de plantas hospedera estaban produciendo hojas nuevas y el 36% (39 de 108) aparecen independientes de la producción de hojas nuevas por parte de la planta hospedera y cuando sólo hay disponibilidad de hojas

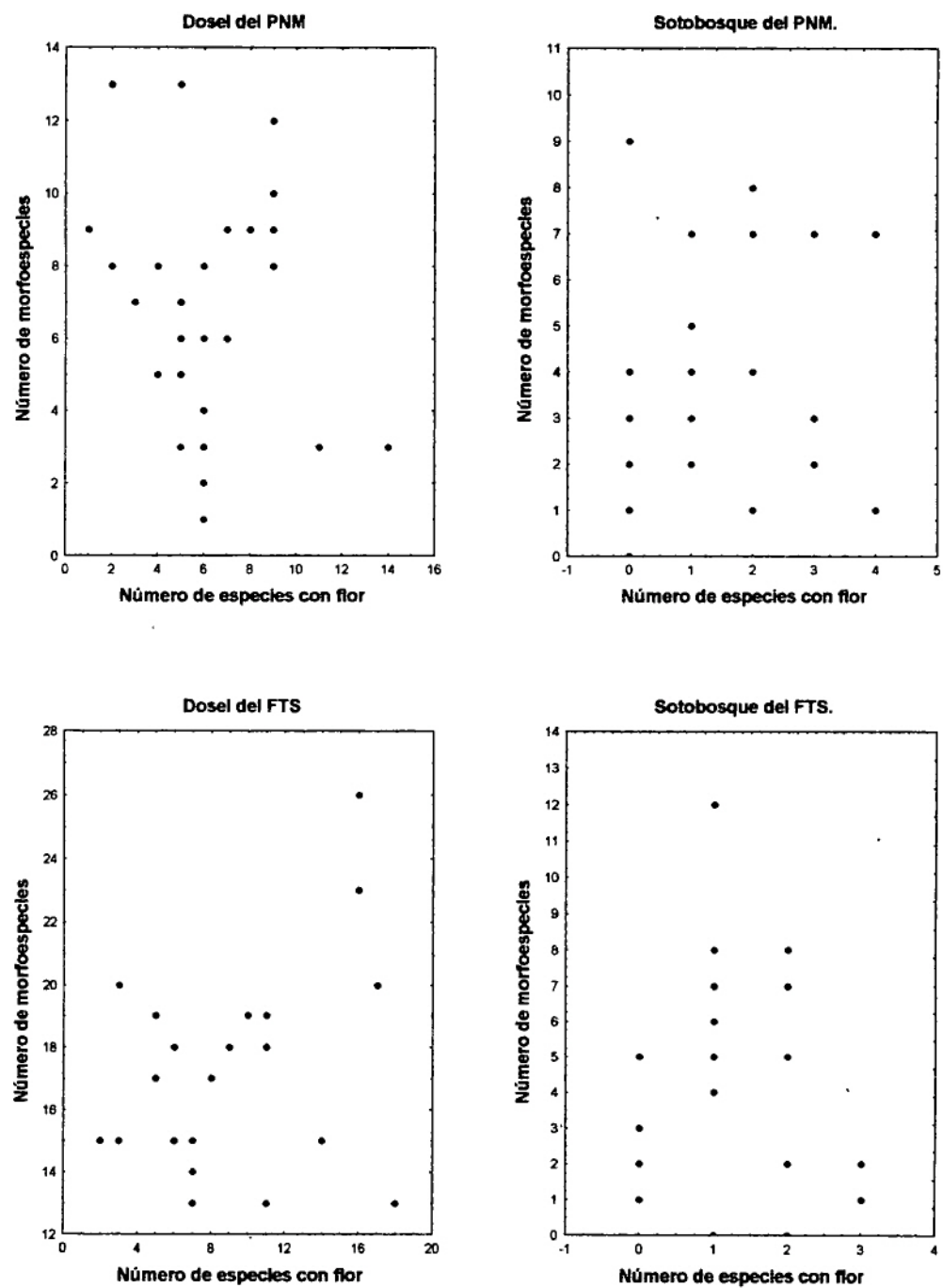
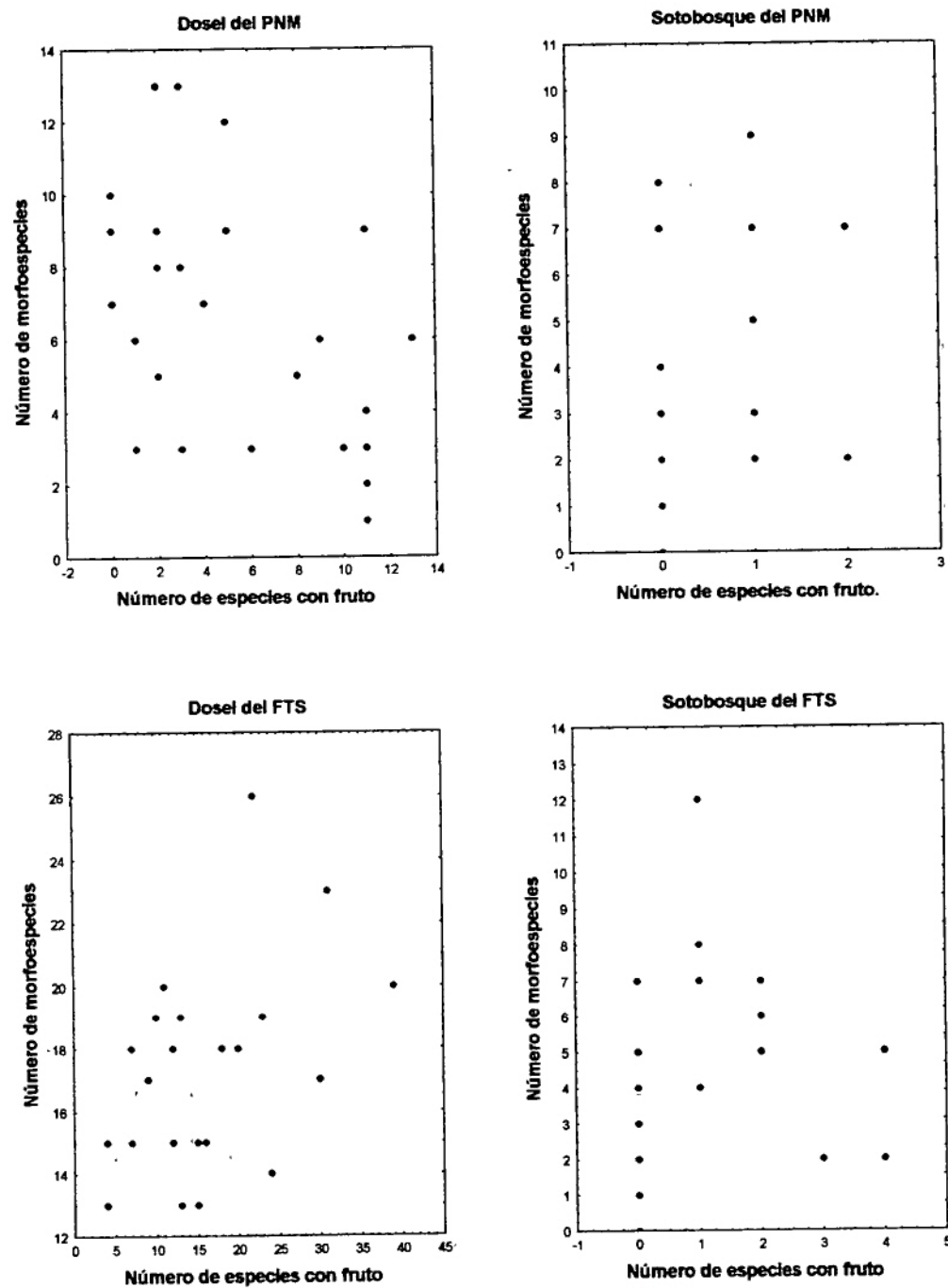


Fig. 118. Dispersión de las morfoespecies con respecto a la disponibilidad de flores.



**Fig. 119.** Dispersión de las morfoespecies con respecto a la disponibilidad de frutos.

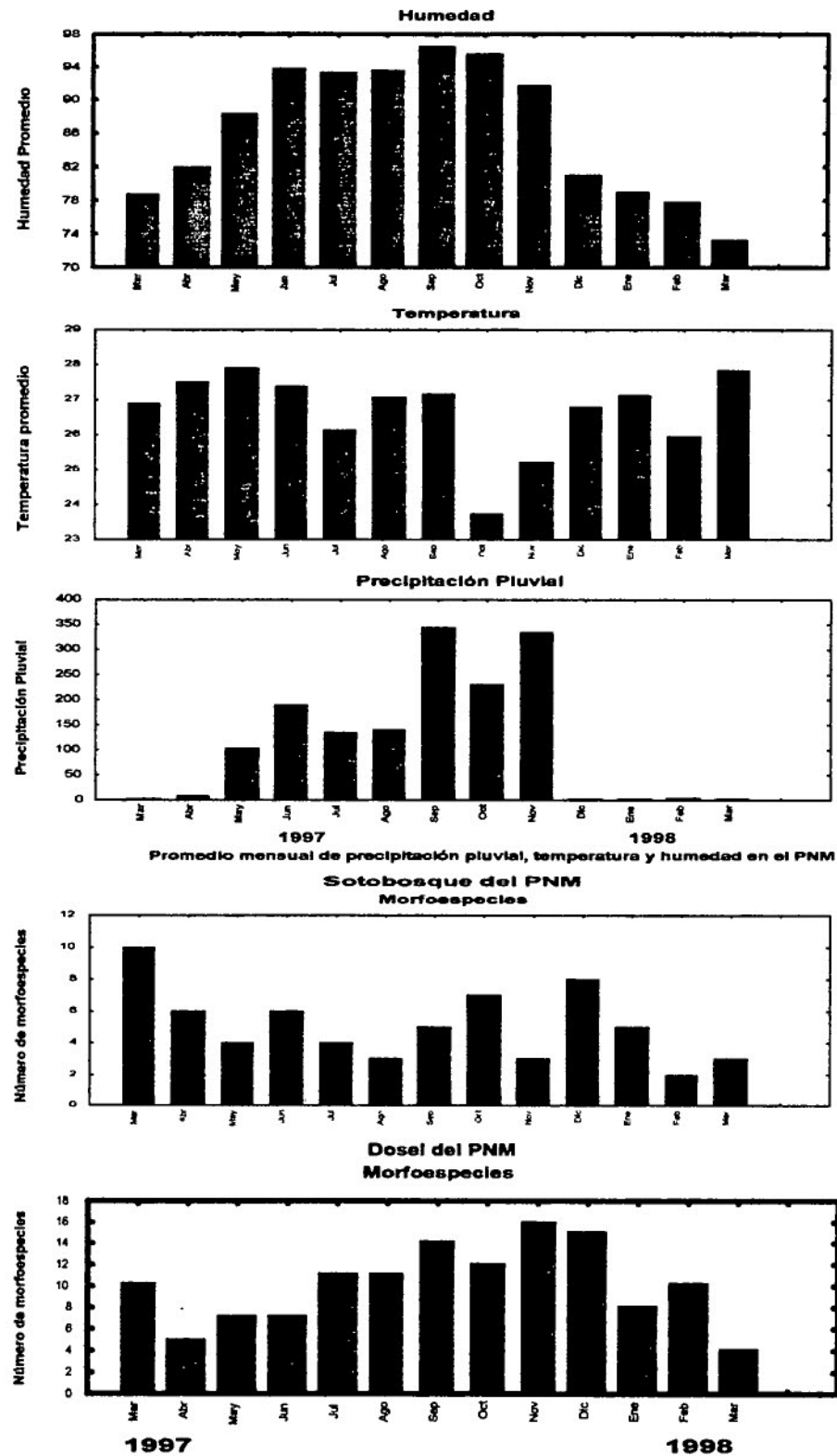


Fig. 120. Número de morfoespecies en los estratos del PNM.

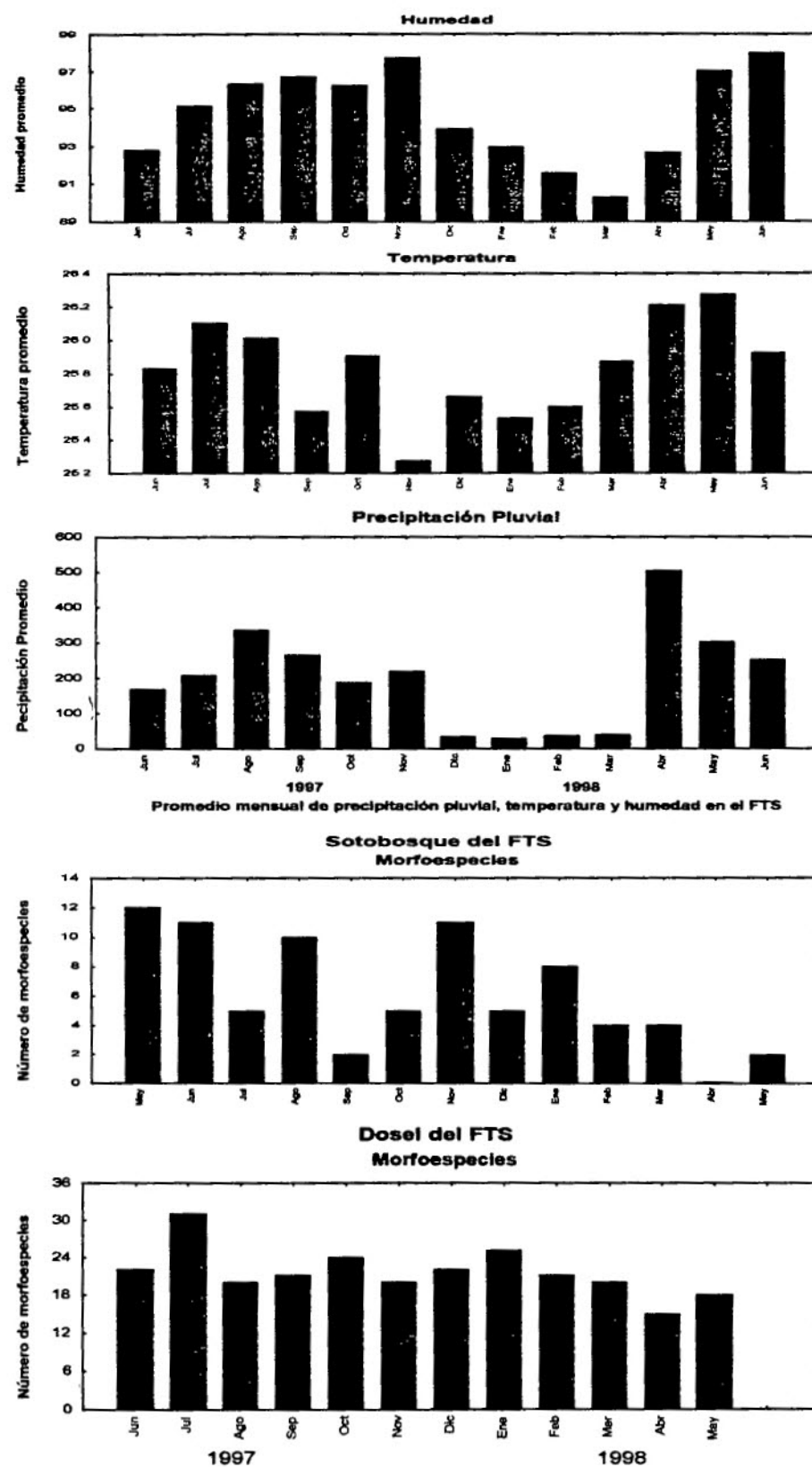


Fig. 121. Número de morfoespecies en los estratos del FTS.



maduras, el cuadro X muestra en cual de estos dos estados fenológicos de las plantas hospederas aparecen los insectos cecidógenos en cada uno de los estratos. Las morfoespecies de los doseles presenta una mayor preferencia por períodos donde la planta hospedera se encuentra produciendo hojas nuevas, mientras que en los sotobosque la producción de hojas nuevas no es requisito fundamental para las morfoespecies de este estrato. En el dosel del PNM 85% de las morfoespecies aparecen cuando hay producción de hojas nuevas y el 14.70% cuando había sólo hojas maduras, mientras que en el sotobosque el 81% aparecieron cuando sólo había disponibilidad de hojas maduras en su planta hospedera y sólo el 18% cuando la planta estaba produciendo hojas nuevas. En el dosel del FTS el 71% de las morfoespecies esta relacionado con la producción de hojas nuevas y el 29% es independiente de este factor fenológico en la planta, en el sotobosque el 50% de las morfoespecies esta influenciado por la presencia de hojas nuevas, mientras que el 50% restante no.

En cuanto a la aparición de las morfoespecies por estación climática del año podemos señalar que aplicando a nuestro período de muestreo las fechas establecidas por la Comisión del Canal de Panamá como inicio de las estaciones seca (verano) y lluviosa (invierno) para los años 1997 y 1998 tenemos que de las 108 morfoespecies, 28 de estas aparecieron exclusivamente en la temporada de lluvia (26%), 19 aparecieron en estación seca un 18% y 61 de las morfoespecies ocurrieron durante períodos de muestreo que incluían ambas estaciones (56%), cuadro XI. El cuadro XII muestra el estado fenológico de la planta y la estación del año en que aparecen cada una de las morfoespecies registradas en este estudio.

**Cuadro X. Estado fenológico de la plantas hospedera y la aparición de las morfoespecies por estrato**

Fenología	Número de morfoespecies				Total
	Dosel PNM	Sot. PNM	Dosel FTS	Sot. FTS	
Hoja nueva	29	3	27	10	69
Hoja vieja	5	13	11	10	39
Total	34	16	38	20	108

**Cuadro XI. Estación climática del año donde aparecen las morfoespecies por estrato**

Estación	Número de morfoespecies				Total
	Dosel PNM	Sot PNM	Dosel FTS	Sot. FTS	
Verano	7	6	5	1	19
Invierno	14	1	4	9	28
Invierno-Verano	13	9	29	10	61
Total	34	16	38	20	108

**Cuadro XII. Estado fenológico y estación climática del año en que se registra las morfoespecies de insectos cecidógenos en cada estrato muestreado.**

<b>Dosel del PNM</b>					
<b>Morfoespecie</b>	<b>Fenología</b>	<b>Estación</b>	<b>Morfoespecie</b>	<b>Fenología</b>	<b>Estación</b>
Morfoespecie 1	Hojas viejas	Invierno	Morfoespecie 18	Hojas nuevas	Invierno y verano
Morfoespecie 2	Hojas nuevas	Verano	Morfoespecie 19	Hojas nuevas	Invierno
Morfoespecie 3	Hojas nuevas	Verano	Morfoespecie 20	Hojas nuevas	Invierno y verano
Morfoespecie 4	Hojas nuevas	Verano e Invierno	Morfoespecie 21	Hojas nuevas	Invierno y verano
Morfoespecie 5	Hojas nuevas	Invierno	Morfoespecie 22	Hojas nuevas	Invierno
Morfoespecie 6	Hojas nuevas	Invierno	Morfoespecie 23	Hojas nuevas	Verano
Morfoespecie 7	Hojas nuevas	Verano e Invierno	Morfoespecie 24	Hojas nuevas	Invierno
Morfoespecie 8	Hojas viejas	Invierno	Morfoespecie 25	Hojas nuevas	Verano
Morfoespecie 9	Hojas nuevas	Invierno	Morfoespecie 26	Hojas nuevas	Verano
Morfoespecie 10	Hojas nuevas	Invierno	Morfoespecie 27	Hojas nuevas	Invierno y verano
Morfoespecie 11	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 28	Hojas nuevas	Invierno
Morfoespecie 12	Hojas nuevas	Invierno	Morfoespecie 29	Hojas nuevas	Invierno y verano
Morfoespecie 13	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 30	Hojas nuevas	Invierno y verano
Morfoespecie 14	Hojas viejas	Invierno y verano	Morfoespecie 31	Hojas nuevas	Verano
Morfoespecie 15	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 32	Hojas nuevas	Invierno
Morfoespecie 16	Hojas viejas	Invierno	Morfoespecie 33	Hojas viejas	Verano
Morfoespecie 17	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 34	Hojas nuevas	Invierno
<b>Sotobosque del PNM</b>					
<b>Morfoespecie</b>	<b>Fenología</b>	<b>Estación climática</b>	<b>Morfoespecie</b>	<b>Fenología</b>	<b>Estación climática</b>
Morfoespecie 35	Hojas viejas	Invierno y verano	Morfoespecie 43	Hojas viejas	Verano e invierno
Morfoespecie 36	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 44	Hojas viejas	Verano e invierno
Morfoespecie 37	Hojas viejas	Invierno y verano	Morfoespecie 45	Hojas viejas	Verano
Morfoespecie 38	Hojas viejas	verano	Morfoespecie 46	Hojas viejas	Verano
Morfoespecie 39	Hojas nuevas	verano	Morfoespecie 47	Hojas viejas	Verano e invierno
Morfoespecie 40	Hojas nuevas	verano	Morfoespecie 48	Hojas viejas	Verano e invierno
Morfoespecie 41	Hojas viejas	Invierno y verano	Morfoespecie 49	Hojas viejas	Verano e invierno
Morfoespecie 42	Hojas viejas	Invierno	Morfoespecie 50	Hojas viejas	Verano
<b>Dosel del FTS</b>					
<b>Morfoespecie</b>	<b>Fenología</b>	<b>Estación climática</b>	<b>Morfoespecie</b>	<b>Fenología</b>	<b>Estación climática</b>
Morfoespecie 51	Hojas nuevas	Invierno	Morfoespecie 70	Hojas nuevas	Invierno y verano
Morfoespecie 52	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 71	Hojas nuevas	Invierno y verano
Morfoespecie 53	Hojas viejas	Invierno y verano	Morfoespecie 72	Hojas viejas	Invierno y verano
Morfoespecie 54	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 73	Hojas nuevas	Verano
Morfoespecie 55	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 74	Hojas nuevas	Invierno y verano
Morfoespecie 56	Hojas nuevas	Invierno	Morfoespecie 75	Hojas nuevas	Invierno y verano
Morfoespecie 57	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 76	Hojas viejas	Invierno
Morfoespecie 58	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 77	Hojas nuevas	Invierno y verano
Morfoespecie 59	Hojas viejas	Invierno y verano	Morfoespecie 78	Hojas nuevas	Invierno
Morfoespecie 60	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 79	Hojas nuevas	Invierno y verano
Morfoespecie 61	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 80	Hojas nuevas	Invierno y verano
Morfoespecie 62	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 81	Hojas viejas	Invierno y verano
Morfoespecie 63	Hojas nuevas	Verano	Morfoespecie 82	Hojas viejas	Invierno y verano
Morfoespecie 64	Hojas viejas	Invierno y verano	Morfoespecie 83	Hojas viejas	Invierno y verano
Morfoespecie 65	Hojas viejas	Invierno	Morfoespecie 84	Hojas viejas	Invierno y verano
Morfoespecie 66	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 85	Hojas nuevas	Verano
Morfoespecie 67	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 86	Hojas nuevas	Invierno y verano
Morfoespecie 68	Hojas nuevas	Verano	Morfoespecie 87	Hojas viejas	Invierno y verano
Morfoespecie 69	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 88	Hojas nuevas	Verano



**Cuadro XII Estado fenológico y estación climática del año en que se registra las morfoespecies de insectos cecidógenos en cada estrato muestreado (Continuación).**

<b>Sotobosque del FTS</b>					
<b>Morfoespecie</b>	<b>Fenología</b>	<b>Estación climática</b>	<b>Morfoespecie</b>	<b>Fenología</b>	<b>Estación climática</b>
Morfoespecie 89	Hojas viejas	Invierno y verano	Morfoespecie 99	Hojas viejas	Invierno y verano
Morfoespecie 90	Hojas viejas	Invierno	Morfoespecie 100	Hojas nuevas	Invierno y verano
Morfoespecie 91	Hojas viejas	Invierno	Morfoespecie 101	Hojas nuevas	Invierno y verano
Morfoespecie 92	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 102	Hojas viejas	Invierno
Morfoespecie 93	Hojas viejas	Invierno y verano	Morfoespecie 103	Hojas nuevas	Invierno
Morfoespecie 94	Hojas viejas	Invierno y verano	Morfoespecie 104	Hojas nuevas	Invierno
Morfoespecie 95	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 105	Hojas viejas	Invierno
Morfoespecie 96	Hojas viejas	Invierno y verano	Morfoespecie 106	Hojas nuevas	Invierno
Morfoespecie 97	Hojas nuevas	Invierno y verano	Morfoespecie 107	Hojas nuevas	Invierno
Morfoespecie 98	Hojas viejas	Invierno	Morfoespecie 108	Hojas nuevas	Verano

## Discusión

La mayor riqueza de insectos cecidógenos en el dosel del bosque se debe a la influencia de dos tipos de factores, factores selectivos que operan en el origen de la adaptación y factores selectivos que incrementan el éxito de la adaptación, estos últimos dan como resultado la existencia de ambientes con una mayor riqueza de especies con dicho hábito.

La temperatura, la humedad, la disponibilidad de agua, la búsqueda de una mayor calidad de alimento y principalmente el estrés higrotermal son factores que influenciaron en el origen de la agalla como adaptación. La función principal de una agalla es proteger a los estados inmaduros de los insectos de los factores antes mencionados y de los controladores naturales de todas las poblaciones de insectos además de proporcionarles alimento. Una agalla es la respuesta presencial de un insecto a la presión que ejercen los factores ambientales, por lo que ambientes con un alto estrés higrotermal van a presentar una mayor riqueza de insectos con dicha adaptación, (Price 1991b..). Estos ambientes han inducido a que un mayor número de especies de insectos hayan evolucionado hacia el hábito de formar agallas, para garantizar su sobrevivencia, a diferencia de otros ambientes en condiciones más óptimas.

Dentro de un bosque tropical el dosel recibe una mayor cantidad de luz solar (calor) durante todo el día (a diferentes intensidades pero constante), el dosel por consiguiente mantiene temperaturas mucho más elevadas (de cinco a ocho grados más alta) que las registradas en otros estratos del bosque y una humedad menor (30% menos que otros estratos), debido a los procesos de evaporación que ocurren con mayor rapidez, (ver Wright 1997). Lo que es análogo a un ambiente estresado, provocando como sugiere Price y nuestros resultados muestran una mayor riqueza de especies de estos insectos cecidógenos.

Sin embargo, surge la pregunta por que preferir el dosel para desarrollarse, donde las condiciones climáticas son extremas, y no otro estrato más favorable. Probablemente la

respuesta se encuentre en el conjunto de factores selectivos que existen en el dosel y proveen condiciones para un mayor éxito de estos insectos en este estrato. Uno de los principales factores es el grado de estabilidad del dosel. Lugares donde se acumulan un gran número de especies deben tener ambientes estables o predecibles y lugares de poca diversidad tendrán una corta duración y los peligros son impredecibles.

La comunidad de plantas establecidas en el dosel del bosque (que incluye lianas, epífitas y árboles), es mucho más estable que la del sotobosque, especies de plantas con hábito arbóreo que alcanzan el dosel son aquellos que han logrado una sobrevivencia exitosa. Aparte de las variaciones estacionales propias de su ciclo anual de las especies de plantas en el dosel, estas plantas no presentan una incertidumbre de su éxito o fracaso, a diferencia del sotobosque donde las presiones de selección son mayores debido a que muchos juveniles de árboles y arbustos no alcanzan a sobrevivir propiciando la muerte de los insectos cecidógenos que los utilizan como planta hospedera. Aun la presión que ejercen otros herbívoros como mamíferos y roedores, sobre las plantas hospederas son mayores en el sotobosque de las que se dan en el dosel. Los controladores naturales como hongos también presentan una mayor posibilidad de proliferación por la alta humedad de este estrato. Lo que en su conjunto convierte a el sotobosque en un estrato menos estable que el dosel y donde los peligros son menos predecibles. En el dosel existe una menor presión de los factores antes mencionados provocando la existencia de una mayor riqueza y abundancia de las especies allí establecidas, como lo reflejan nuestros datos.

Otro factor que incrementa las opciones de éxito para los insectos cecidógenos en el dosel está relacionado con la alta productividad de biomasa que se genera en este estrato. Los altos niveles de luz promueven rápidas tasas de fotosíntesis y una producción de hojas nuevas, flores y frutos más constante que sostiene la diversidad de las comunidades de animales (ver Wright 1997) incluyendo los insectos cecidógenos. Si consideramos que muchas de las especies de insectos cecidógenos están adaptados a infestar las plantas con tejido joven (principalmente de hojas nuevas) no es de extrañarse que haya ocurrido una mayor diversificación y acumulación

de especies de insectos en este estrato donde la producción de dicho tejido es más constante y abundante

Nuestros resultados indican que no existe diferencia en el número de morfoespecies de ambos bosques, esto es debido a la influencia de factores geográficos principalmente altitudinales.

La latitud y la altitud son factores determinantes en la distribución de los organismos incluyendo a los cecidógenos. La riqueza de estos insectos registra una reducción de 82% en arbustos, 37 % en hierbas, 75% en plantas de tallo maderable y un 78% en todas las plantas con el incremento de la altura. Estos resultados fueron obtenidos realizando muestreos cada 305m de altura en zonas templadas y tropicales, sin embargo con este tipo de muestreo la riqueza de insectos cecidógenos no mostró un decrecimiento significativo con relación a los árboles, Fernández y Price (1991), (1988), Lara y Fernández (1996), Fernández y Lara (1993) y Price et. al (1998)

En nuestro estudio las alturas muestreadas fueron de 50 m s. n. m en el Parque Natural Metropolitano (donde se obtuvieron 50 especies de insectos formadores de agalla) y de 125 m. s. n. m para el Fuerte Sherman (donde se obtuvieron 58 especies de insectos formadores de agalla) lo que representa una diferencia en altura de aproximadamente 75m y 8 especies en el número de insectos formadores de agalla. Se observa un decrecimiento del 13.79% en la riqueza de insectos cecidógenos sobre todas las plantas, de 58 a 50 valor que no presenta diferencias significativas en la riqueza de estos insectos), debido, probablemente, a la pequeña diferencia en el gradiente altitudinal entre los dos bosques

Sin embargo, los bosques muestreados presentan diferencias muy marcadas uno es Seco Tropical (Parque Natural Metropolitano) y el otro un bosque Húmedo tropical (Fuerte Sherman). En los trópicos la distribución de la riqueza de insectos formadores de agallas está determinada por el estrés higrotermal del medio (Price 1991b). La hipótesis de estrés en la planta propone que cuando la planta está fisiológicamente estresada, ésta comienza a hacerse más susceptible a los herbívoros. Debido a que se da una reducción en la síntesis de proteínas y un incremento



de los aminoácidos en los diferentes tejidos de la planta, así habrá más generación de nutrientes por la cantidad de nitrógeno disponible, (White 1969 ). (Rhades 1979 En: Price, 1991b), complementa esta argumentación anotando que probablemente las plantas en estrés sintetizan menos defensas químicas. La combinación de una nutrición mejorada y la reducción de defensa, mantendrá a la planta particularmente vulnerable a los herbívoros, lo que provocará una mayor riqueza de herbívoros (incluyendo a los formadores de agalla), en estos lugares independiente de la altura. La riqueza de las especies de los insectos cecidógenos es mayor en la vegetación de sitios xéricos que en cualquier otro lugar, (Price 1991a). En nuestro estudio a pesar de presentarse dos bosque con marcadas diferencias en temperatura, humedad y precipitación pluvial no se presentan las características xéricas en alguno que influyan en una mayor riqueza de agallas.

En cuanto a la estratificación vertical y horizontal de las morfoespecies nuestros resultados indican que sólo una morfoespecies de insecto cecidógeno en cada bosque logro ocupar ambos estratos. Dentro de un bosque tropical factores como el microclima, la iluminación, movilidad del insecto, competencia interespecifica, enemigos naturales, calidad del recurso alimenticio, la producción de hojas y la caída de estas pueden promover la estratificación de los insectos, (Basset et al 1992 y Hespenheide 1991), provocando una mayor o menor acumulación de insectos a través de los diferentes estratos verticales dentro del bosque. En los insectos herbívoros comedores libres de follaje la distribución de cada estado en el ciclo de vida es diferente, ya que, la movilidad de la larva permite su redistribución subsecuente a la oviposición de la hembra logrando ocupar algunas especies diversos niveles dentro del bosque. Sin embargo, comedores internos de tejido como los insectos formadores de agallas y los minadores son especies que están restringidas a desarrollarse con el ciclo de las hojas y su inicial distribución está determinada por la oviposición de la hembra, la subsecuente modificación en la distribución puede sólo ocurrir vía mortalidad diferencial. (Brown et al. 1997).

En cuanto a la estratificación horizontal en nuestros resultados sólo dos de la 108 morfoespecies de insectos se encontraron en los dos bosques y estas infestan la misma especie

de planta *Lacistema aggregatum*. Un factor fundamental en la distribución a través de un gradiente horizontal de las especies fitófagas con hábito específico (como los son los insectos cecidógenos), es la distribución de su hospedero. Procesos coevolutivos han llevado a muchas especies de insectos a alimentarse de una especie de planta en particular ó un grupo de estas con una estrecha relación taxonómica, lo que provoca una dependencia de las especies de insectos con respecto a la distribución de su hospedero. *Lacistema aggregatum* presenta una amplia distribución siendo, una de las dos especies de plantas comunes entre ambos bosques, lo que permite la distribución de las morfoespecies de la familia Cecidomyiidae que la infesta. Sin bien, la distribución de la planta hospedera es fundamental para la distribución de las especies de insectos las características intrínsecas de este como su plasticidad genética y su tolerancia ecológica va a desempeñar un factor determinante en su distribución. Esto es trascendental si observamos que a pesar de no existir diferencias entre el número de morfoespecies encontradas para ambos bosques, de las 108 morfoespecies de insectos cecidógenos registradas, exceptuando, solo las dos morfoespecies que ocupan ambos estratos (una en cada bosque) y las dos que se distribuyen en ambos lugares, todas las otras son propias para cada una de las comunidades en los estratos muestreados, indicando que son altamente específicos no solo para su planta hospedera si no también para su hábitat. Esto es debido principalmente a que muchas de estas especies de insectos son genéticamente muy homogéneas y casi toda su descendencia tiene el mismo grado de tolerancia ecológica con respecto a los factores ambientales, la descendencia de estas especies requieren condiciones del medio idénticas a las de sus progenitores y solo podrán ocupar áreas con tales características, limitando su estratificación tanto vertical, como a través de gradientes horizontales. Otras en cambio, como las morfoespecies que infestan *Lacistema aggregatum*, *Mikania leiostachya* y *Odontodenia punctulosa* son genéticamente heterogéneas, es decir, la descendencia posee pequeñas diferencias morfológicas y grados de tolerancia diversos de modo que habrán formas aptas para ocupar microambiente diversos. A mayor tolerancia ecológica mayor será la posibilidad de ampliar el área geográfica de la especie. (Cabrera y Willink 1983).

En nuestro estudio como en los de Fernández y Price 1988, Fernández y Price (1991), Lara y Fernández (1996) la mayoría de las agallas encontradas son producidas por insectos de la familia Cecidomyiidae, y es que de los siete ordenes de insectos y las 27 familias que incluyen especies que forman agalla la familia Cecidomyiidae es una de las más importantes. La familia Cecidomyiidae es la única que induce agallas en el Suborden Nematocera. Según (Skuharavá 1984 En: Dreger-Jauffret and Shorthouse, 1992), el 60% de las 1200 especies de Cecidomyiidae descritas en la región Panártica son formadores de agalla. Las larvas de los Cecidomyiidae son las que producen las agallas, ellas presentan reducidas las piezas bucales y se alimentan succionando los fluidos que exudan las células de la agalla. Las agallas de los Cecidomyiidae exhiben el mayor rango de complejidad de todos los grupos que inducen agallas siendo estas principalmente del tipo histoide.

Los adultos, son frágiles, midiendo entre 0.5 y 3mm, ocasionalmente especies de 8 mm son de vida efímera alcanzando algunas especies hasta casi dos semanas, la larva se caracterizan por presentar una espátula proesternal y su tiempo de duración depende de la especie pudiendo alcanzar su desarrollo en algunos casos dos semanas o varios meses. Muchas larvas tienen la capacidad de entrar en diapausa si las condiciones son desfavorables. La larva es cilíndrica o aplastada, no presentan patas, carece de ojos, la cabeza con forma de cono es extremadamente pequeña, fig.122 (anexo III)

La familia Cecidomyiidae taxonómicamente se encuentra dividida en tres subfamilias siendo la Cecidomyiinae donde se encuentran las especies formadoras de agallas, específicamente en las tribus Oligotrophini, Lasiopterini, Cecidomyiini y la mayoría de las especies de la tribu Asphondyliini. Gagné (1994), reporta 137 géneros de la subfamilia Cecidomyiinae para el Neotrópico según él, 96 de estos 137 géneros son endémicos tres quizás cuatro son inmigrantes recientes y los 37 restantes son cosmopolita.

Nuestros resultados indican un alto grado de especificidad de los insectos cecidógenos con su planta hospedera y es que la mayoría de las especies fitófagas entre estos los insectos

cecidógenos tienden hacia la especialización alimentándose finalmente de una o algunas plantas pertenecientes a un género, (Futuyma 1991).

Dreger-Jauffret and Shorthouse (1992), indica que los insectos formadores de agallas son altamente específicos con respecto a su planta hospedera y aún con respecto al órgano que atacan, estos insectos sólo forman agallas en una especie o en un grupo de plantas taxonómicamente muy cercano, como se observa en nuestros resultados

Todos los órganos son sujetos del ataque de un cecidógeno incluyendo raíces, tallos, hojas flores y frutos y varias partes de estos órganos son preferidas por algunos insectos, pero las hojas son el órgano más atacado, cerca del 80% de las agallas se forman aquí. (Mani 1964, En Dreger-Jauffret and Shorthouse 1992).

En cuanto a la preferencia de los insecto por algún estado fenológico de la planta para la infestación, nuestros resultados mostrarón que al analizar toda la comunidad de especie de plantas y la riqueza de insectos cecidógenos no existe dependencia entre los períodos de alta producción de hojas nuevas, flores y frutos en la comunidad de plantas y la riqueza de estos insectos, sólo la disponibilidad de hojas maduras en ambos doseles presentó algún grado de dependencia. Estos resultados están influenciados por la presencia en el análisis de especies de plantas que no son hospederas de insectos cecidógenos y demuestran que la producción de flores, frutos y hojas nuevas en la comunidad durante los diferentes período del año no van a influenciar en la mayor riqueza de insectos formadores de agallas. En este grupo de insectos el factor especificidad, por el hospedero, va a jugar un papel fundamental en la preferencia por un período fenológico en particular por parte del insecto. Las fluctuaciones de las especies de insectos cecidógenos durante el año van a estar relacionados a la fenología de su especie de planta hospedera y principalmente cuando esta este produciendo el órgano que es utilizado por el insecto como sustrato para la agalla, independiente que en el resto de las plantas comunidad exista una mayor producción de este órgano.

Los insectos que emergen durante algún período específico del año como los formadores de agallas, lo hacen ya que han podido sincronizar su emergencia con la disponibilidad de recursos garantizando la sobrevivencia de su prole.

Al analizar el conjunto de plantas que fueron infestadas y el patrón de distribución de cada morfoespecie se observa que los insectos cecidógenos están más relacionados a periodos donde la producción de hojas nuevas es constante (64% de las morfoespecies de acuerdo a nuestros resultados).

El proceso de formación de una agalla esta determinado por el momento de la oviposición, en muchos casos existen una preferencia, como se observa, por el estado fenológico de la planta hospedera para llevar acabo el inicio del proceso de cecidogenesis. Como ya se indicó el primer estadio larval de muchos formadores de agalla prefiere tejidos jóvenes y en crecimiento. Así especies de plantas hospederas que producen follaje nuevo durante periodos restringidos en el año albergaran una generación de insectos formadores de agalla por año y las especies que producen follaje nuevo todo el año son susceptibles a múltiples generaciones de insectos

Según Frenzel y Brandl (1998), varios estudios indican que el ataque del insecto a la planta corresponde a periodos de alta producción de nitrógeno. Akimoto y Yamaguchi (1994), señala que las variaciones fenológicas de la planta durante los diferentes periodos afectan la distribución y el comportamiento de los insectos herbívoros. La variación fenológica de la planta esta constituida de un componente espacial y otro temporal que influyen en la calidad y la cantidad de alimento. No sólo los recursos alimenticios varían entre las diferentes partes de la planta en un punto del tiempo, sino también los patrones temporales cambian en cuanto a la cantidad de recursos diferentes entre ellos, provocando que sean objetos de ataque por parte de los insectos, incluyendo a los formadores de agalla

Los herbívoros atacan con más frecuencia plantas jóvenes y vigorosas que aquellas viejas y maduras, (Price 1991b) Según Blanche y Westoby (1995), la condición fisiológica del hospedero va a jugar un papel determinante en la riqueza de un formador de agalla Si las condiciones no son las adecuadas, el número de larvas que sobrevive puede ser menor que el número de

se formen, ya que la formación del tumor puede proseguir aún cuando el estado inmaduro del insecto haya muerto. Otros efectos que pueden provocar una mala elección del período de oviposición es el que la larva entre en diapausa o que el huevo entre en dormancia, cuando la cantidad de agua no es la adecuada en la planta, evitando de esta manera la deshidratación, (Wood 1990).



## CONCLUSIONES

- Nuestro estudio indica que no existen diferencias en la riqueza de morfoespecies de los insectos formadores de agallas en el bosque del Parque Natural Metropolitano y el Fuerte Sherman. Encontrándose 50 morfoespecies para el Parque Natural Metropolitano y 58 para el Fuerte Sherman.
- Existen diferencias en la riqueza de morfoespecies de insectos formadores de agallas en el dosel y el sotobosque de un mismo bosque.
- La proporción de insectos formadores de agallas del dosel con respecto al sotobosque es de dos a una.
- El 35% del total las especies de plantas muestreadas fueron infestadas por insectos formadores de agallas.
- Los insectos formadores de agallas presentan una especificidad del 96.3% en la elección de su planta hospedera.
- Existe una preferencia al momento de la infestación del insecto por el período de disponibilidad de hojas nuevas.

## LITERATURA CITADA

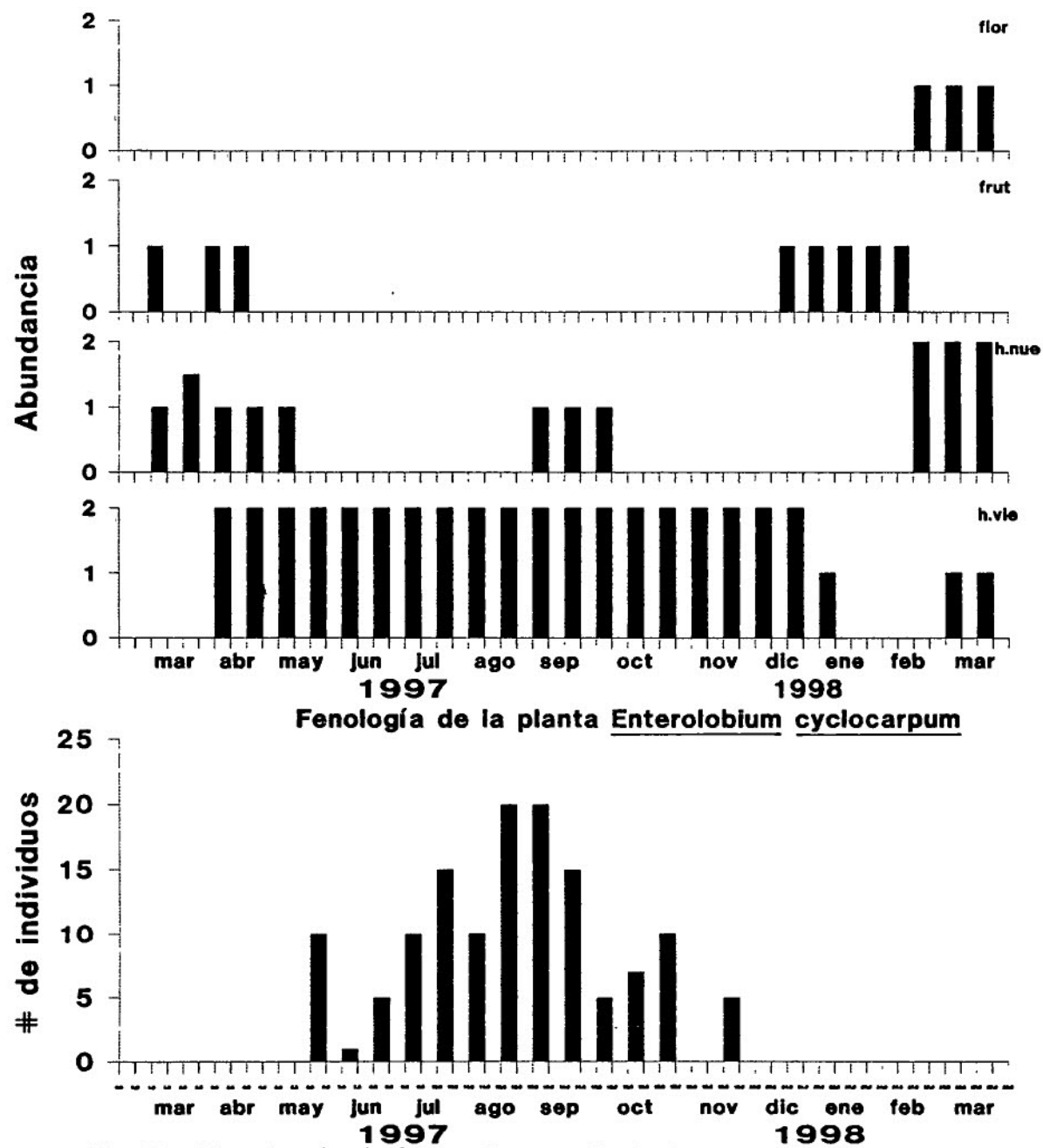
- ✓ **Abrahamson, W. and McCrean, K. 1986.** The Impacts of Galls and Gallmakers on Plants. Proc. Entomol. Soc. Wash. 88 (2). 364 - 367.
- 40% ? → ✓ **Akimoto, S. and Yamaguchi, Y. 1994** Phenotypic selection on the process of gall formation of a *Tetraneura* aphid (Pemphigidae) Journal of Animal Ecology 63: 727 - 738
- ✓ **Basset, Y. 1992.** Host Specificity of arboreal and free-living insect herbivores in rain forest. Biological Journal of the Linnean Society 47: 115-133
- ✓ **Basset, Y. G. 1996a.** Local Communities of Arboreal Herbivores in Papua New Guinea: Predictors of Insect Variables. Ecology 77 (6). 1906 - 1919.
- ✓ **Basset, Y., H. Alberlenc, H.P., and Delvore, G. 1992** Abundance and stratification of foliage arthropods in a low in a lowland rain forest of Cameroon. Ecological Entomology. 17: 310-318.
- ✓ **Baust, J. G., R. Grandee, G. Condon, and Morrisse, R. 1979.** The diversity of overwintering strategies utilized by separate populations of gall insect. Physiol. Zoo. 52: 572- 580.
- ✓ **Blanche, R. and Westoby, M. 1995.** Gall - Forming insect Diversity is Liked to Soil fertility via host Plant Taxon. Ecology 76 (7): 2334 - 2337.
- ✓ **Borror, D., C. Triphorn and Johnson, N. 1989.** An Introduction to the Study of Insect. Sixth Edition. Sauders College Publishing. U.S.A. 875pgs
- ✓ **Bronner, R. 1992.** The Role of Nutritive Cells in the Nutrition of Cynipid and Cecidomyiids. Shorthouse, J. D and Rohfritsh, O. Eds. En : Biology of Insect-Induced Galls. Oxford Univ. Press. pgs 118 - 137.
- ✓ **Brown, J., S. Vargo., E. Connor and Nuckols, M. 1997** Causes of Vertical stratification in the density of *Camenaria hamadryadella*. Ecological Entomology. 22. 16-25.
- ✓ **Cabrera, A. y Willink, A. 1973** Biogeografía de America Latina Serie Monografías Biología No 13. Programa Regional de Desarrollo científico Tecnológico. O.E.A Washington, D.C. 120. pgs
- ✓ **Chapman, R. F. 1969.** The Insect. Structure and function. American Elsevier, New York. 258pgs.
- ✓ **Colinvaux, P.A. 1995** Introducción a la Ecología. 1<sup>st</sup> Editorial Limusa. México. 679pgs.
- ✓ **Dreger- Jauffret, F. and Shortouse, J.D. 1992.** Diversity of Gall-Inducing Insects and Their Galls Shorthouse, J D. and Rohfritsch, O Eds En. Biology of Insect -Induced Galls Oxford Univ Press, pgs. 8-33
- ✓ **Erwin, T. 1982** Tropical forest: their richness in Coleoptera and Other Arthropod species. The Coleopterists Bulletin 36: 74 - 75

- ✓ **Erwin, T. and Scott, J. C. 1980.** Seasonal and size patterns, trophic structure and richness of Coleoptera in the Tropical arboreal ecosystem the fauna of the tree *Luehea seemanii* Triana and Planch in the Canal Zone of Panama Coleopterists Bulletin 34(3): 305- 322.
- ✓ **Fernandez, W. and Price. P. 1988.** Biogeographical gradients in galling species richness. Oecologia 76 161 - 167
- ✓ **Fernandez, W. and Price P. 1991** Comparison of Tropical and Temperate Galling Species Richness. The Roles of Environmental Harshness and Plant Nutrient Status. Price, P. T. M. Lewinsohn, G. Fernandez and W. Benson Eds Plant - Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions Wiley New York págs 91 - 115
- ✓ **Fernandez, W. and Lara, A. C. 1993.** Diversity of Indonesian gall - forming herbivores a long altitudinal gradients Biodiversity Letters 1. 186 - 192
- ✓ **Frenzel, R. and Brandl, R. 1988.** Diversity and composition of phytophagous insect guilds on Brassicaceae. Oecologia 113: 391 - 399.
- ✓ **Futuyma D. 1991** Evolution of Host Specificity in Herbivorous Insect: Genetic, Ecological and Phylogenetic Aspect Price P, T. M. Lewinsohn, G. Fernandez and Benson, W En: Plant - Animal Interactions Evolutionary in Tropical and Temperate Region. Wiley. New York
- ✓ **Gagné, R. 1986.** The Transition from Fungus - Feeding to Plant- Feeding in Cecidomyiidae (Diptera) Proc. Entomol. Soc. Wash. 88(2): 381-384.
- ✓ **Gagné, R. 1994.** The Gall Midges of the Neotropical Region. 1<sup>st</sup>. Comstock Publishing and Cornell University Press London. 352 pgs.
- ✓ **Hartley, S.E. 1988** The Chemical composition of galls: are levels of Nutrients and secondary compounds Controlled by the gall-former ? Oecologia 113: 492 - 501
- ✓ **Hespenheide, H.A.1991** Bionomics of leaf-mining insects Annual Review of Entomology. 36: 535-560.
- ✓ **Labandeira, C. and Phillips, T. 1996.** A Carboniferous Insect gall: Insight into early ecologic history of the Holometabola Proc. Nat Acad. Sci. 93. 8470-8474.
- ✓ **Lara, A. C. and Fernandez, W. 1996** The highest diversity of galling insects: Serra do Cipó Biodiversity Letters 3 111 - 114
- ✓ **Larew, H. 1992.** Fossil Galls. Shorthouse, J. D. and Rohfritsch, O. Eds. En Biology of Insect-Induced Galls Oxford Univ. Press, pgs. 51-59.
- ✓ **Lowman, M. 1992** Herbivory in Australian Rain Forests, with Particular Reference to the Canopies of *Doryphora sassafras* (Monimiaceae). Biotropica 24 (2b):263- 272.
- ✓ **Lowman, M. 1993** The Ecology of Tropical Rain forest canopies Tree 8 (3) 104 - 107
- ✓ **Magurran, A.E. 1988** Ecological Diversity and Its Measurement. 1<sup>st</sup> Princeton University Press New York. 179pgs.
- ✓ **May, R.M.1988** How many species are there?. Nature 324:514-515.

- Mitter, CH. 1991.** Phelogenetic studies of insect plant interactions; Insights into the Genesis of Diversity Tree 5 (9): 120-125.
- Price, P.1991a.** Patterns in Communities Along Lattitudinal Gradients. Price W.P., T. M. Lewinsohn, G. Fernández and W. Benson. Eds En: Plant- Animal Interactions. Evolutionary ecology in tropical and temperate Regions Wiley, New York. pgs 51-69
- Price, P. 1991b.** The plant vigor hypothesis and herbivore attack. Oikos 62: 244-251.
- Price, P. W. 1992.** Evolution and Ecology of Gall-Inducing Sawflies, Shorthouse, J. D. and Rohfritsch, O. Eds. En: Biology of insect-Induced Galls. Oxford Univ. Press pgs 208- 224.
- Price, P., G. Fernandez and Waring, G. 1986.** Hypotesis on the Adaptive Natural of Gall. Proc. Entomol. Soc. Wash. 88 (2): 361 - 363.
- Price, P; Fernandez W. and Waring, G. 1987.** Adaptive Natural of Insect Galls. Environmental Entomology 16 (1): 15-24.
- Price, P.W.; Fernandez G.; Lara C.; Brawn J.; D. Gerling; H. Barrios, M. Wright; Ribeiro S. and N. Rothcliff 1998.** Global patterns in local number of insect galling species. Journal of Biogeography 25 (3).581.
- Rohfritsch, O. 1992.** Patterns in Gall Development. Shorthouse, J D and Rochfritsch, O Eds. En. Biology of Insect - Induced Galls. Oxford Univ. Press. Pgs 60 - 86.
- Roskam, J. C. 1992.** Evolution of the Gall - Inducing Guild. Shorthouse, J.D and Rohfritsch, O. Eds. En: Biology of Insect - Induced Galls. Oxford Univ. Press. Pgs 34- 47.
- Shorthouse, J.D. 1986.** Significance of Nutritive Cells in Insect Galls. Proc. Entomol. Soc. Wash. 88 (2), 368 - 375
- Springate, H. and Basset, Y. 1996,** Diel activity of arboreal arthropods associated with Papua New Guinean trees. Journal of Natural History 30: 101- 112.
- Sterck, F., P. Van der Meer and Bongers, F. 1992.** Herbivory in Two Rain Forest Canopies in French Guyana.Biotropica 24(1): 97 -99
- Stehr, F.W. 1991.** Immature Insects Volumen 2 Kendall, Hunt Publishing Company U S.A. 975pgs.
- Stork, N. 1988** Insect diversity facts, fiction and speculation Biological Journal of the Linnean Society 35 321-337.
- Uler, L. D. 1951.** Biology and Ecology of the goldenrod gall fly, *Eurosta solidaginis* (Fith) Cornell Univ. Agric Exp. Stn.
- White, T. C. 1969.** An index to measure weather induced stress of trees associated with outbreaks of Psyllidae in Australia. Ecology 50. 905 - 909.
- Wilson, E. O.1988.** The curret state of biological diversity. E O. Wilson edit. In Biodiversity. National Academy Press, Washington.
- Wood, T.,K. Olmstead, and Guttman, S. 1990.** Insect Phenology mediated by Host-Plant water relations. Evolution 44 (3). 629 - 636

## **ANEXO I**

**DISTRIBUCION DE LAS 108 MORFOESPECIES Y LA FENOLOGIA DE SU PLANTA  
HOSPEDERA DURANTE EL PERIODO DE MUESTREO**



**Fig. 7 Abundancia de la morfoespecie # 1**



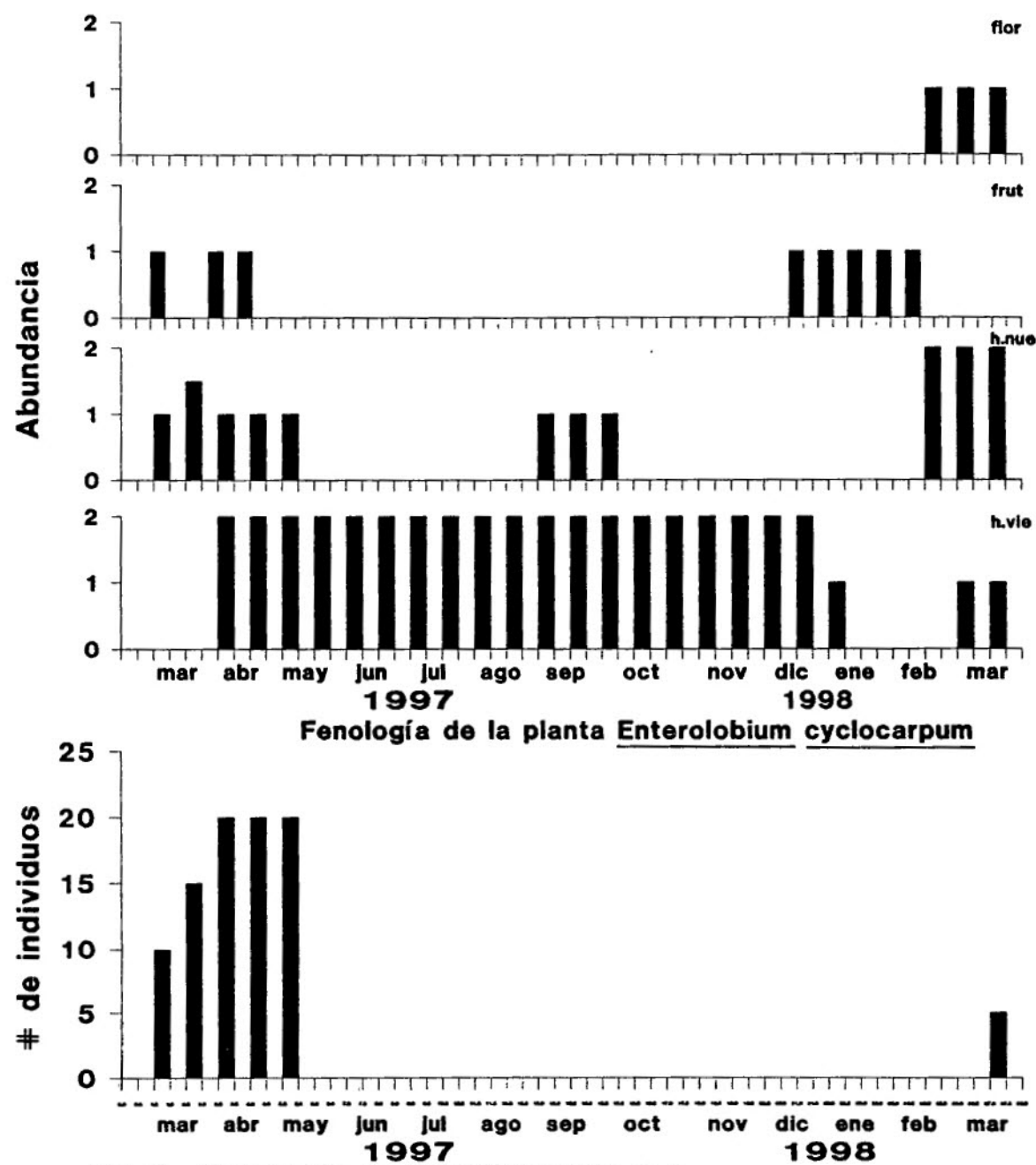
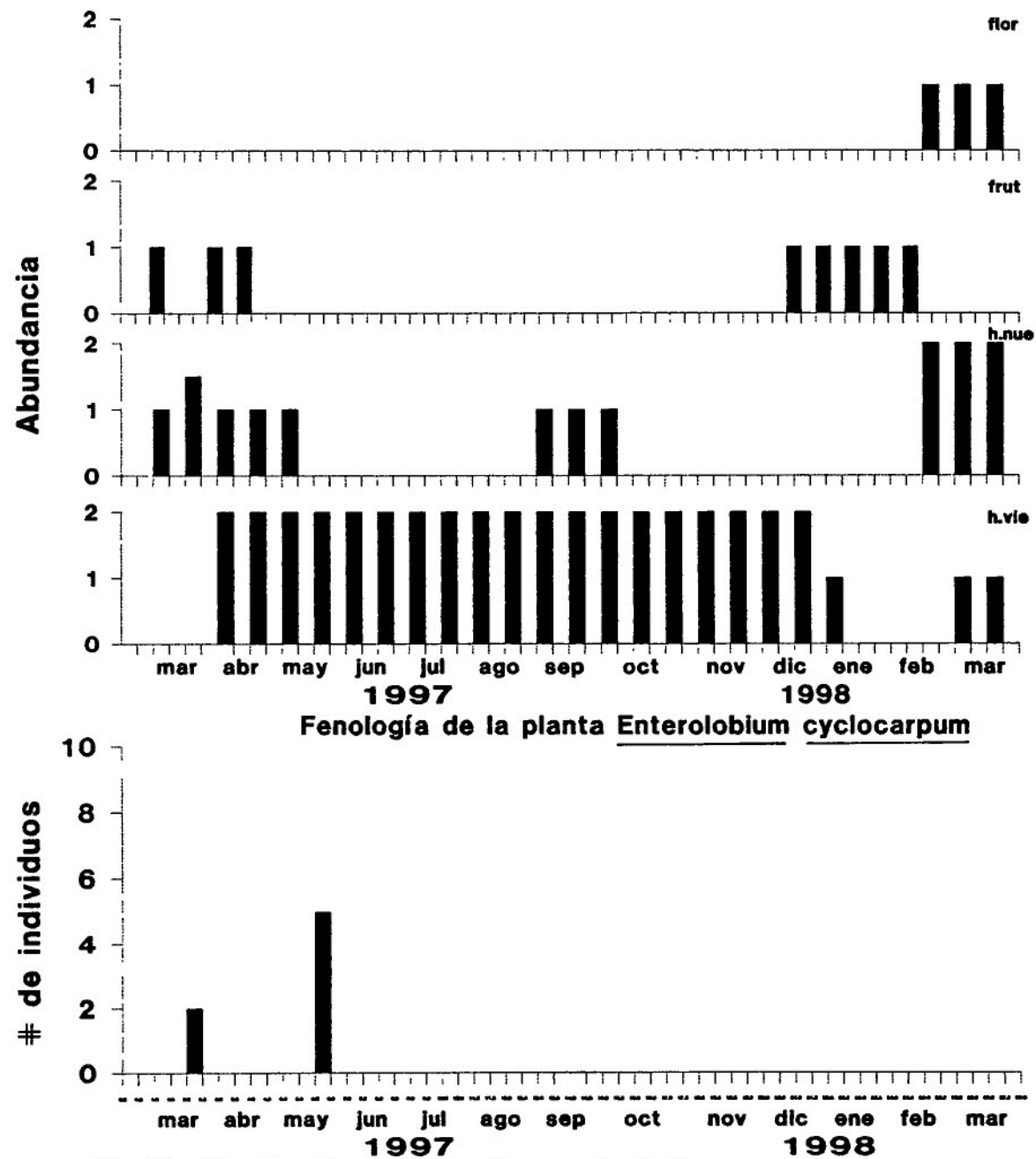
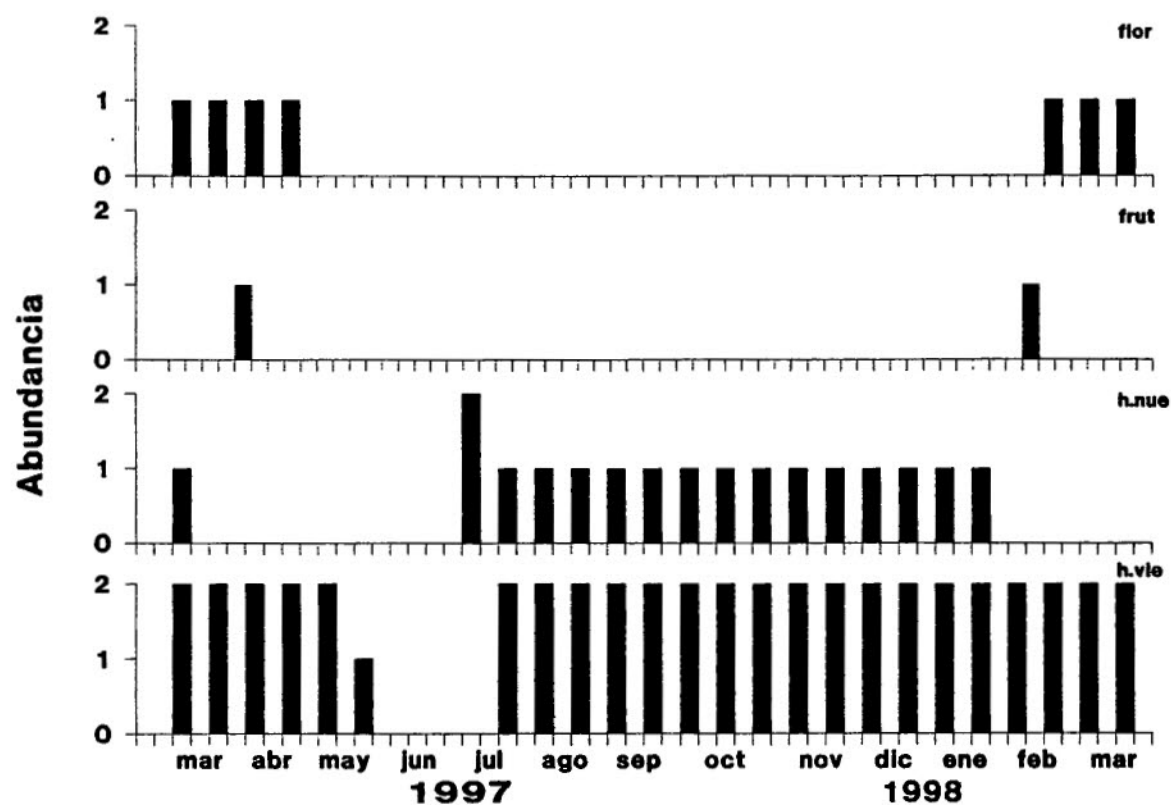


Fig. 8 Abundancia de la morfoespecie # 2



**Fig. 9** Abundancia de la morfoespecie # 3



Fenología de la planta Cordia alliodora

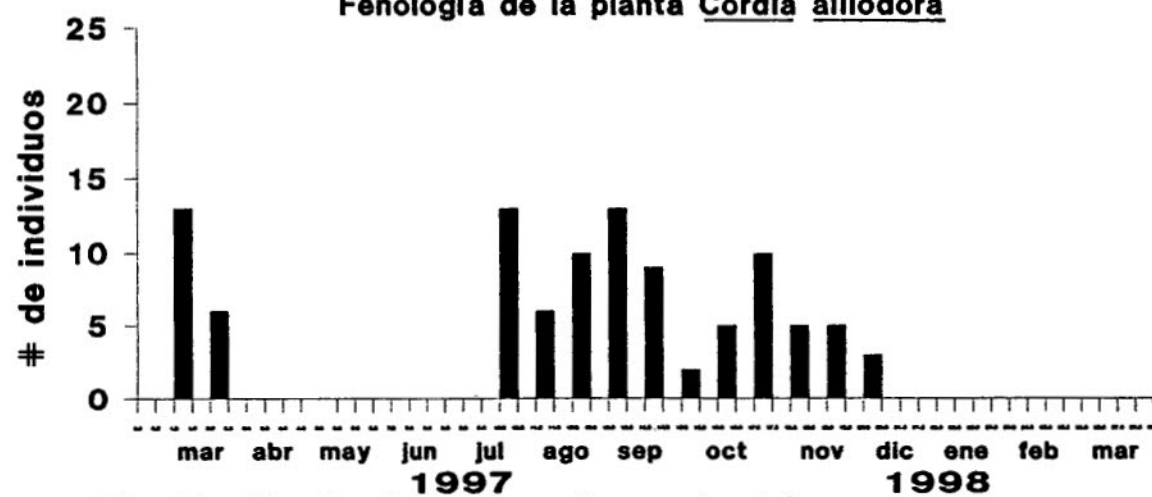
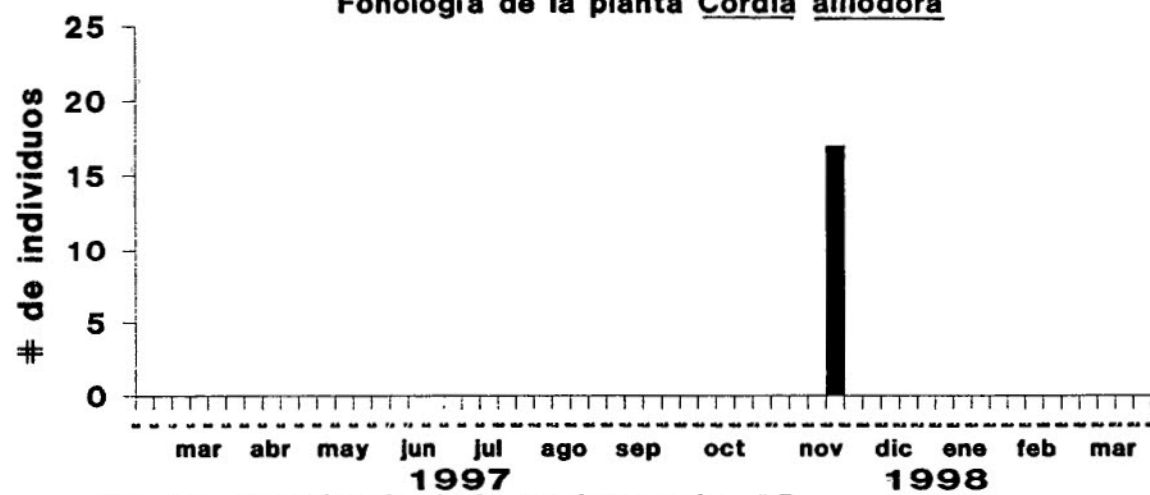
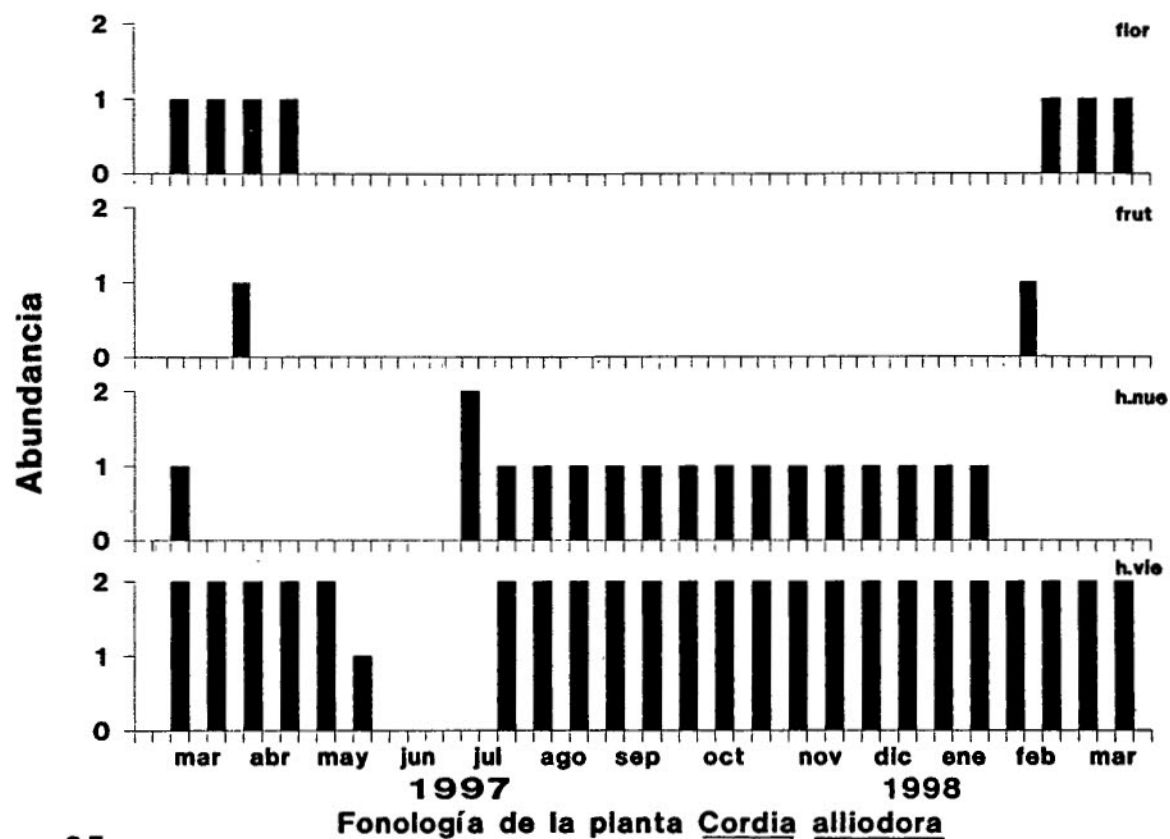
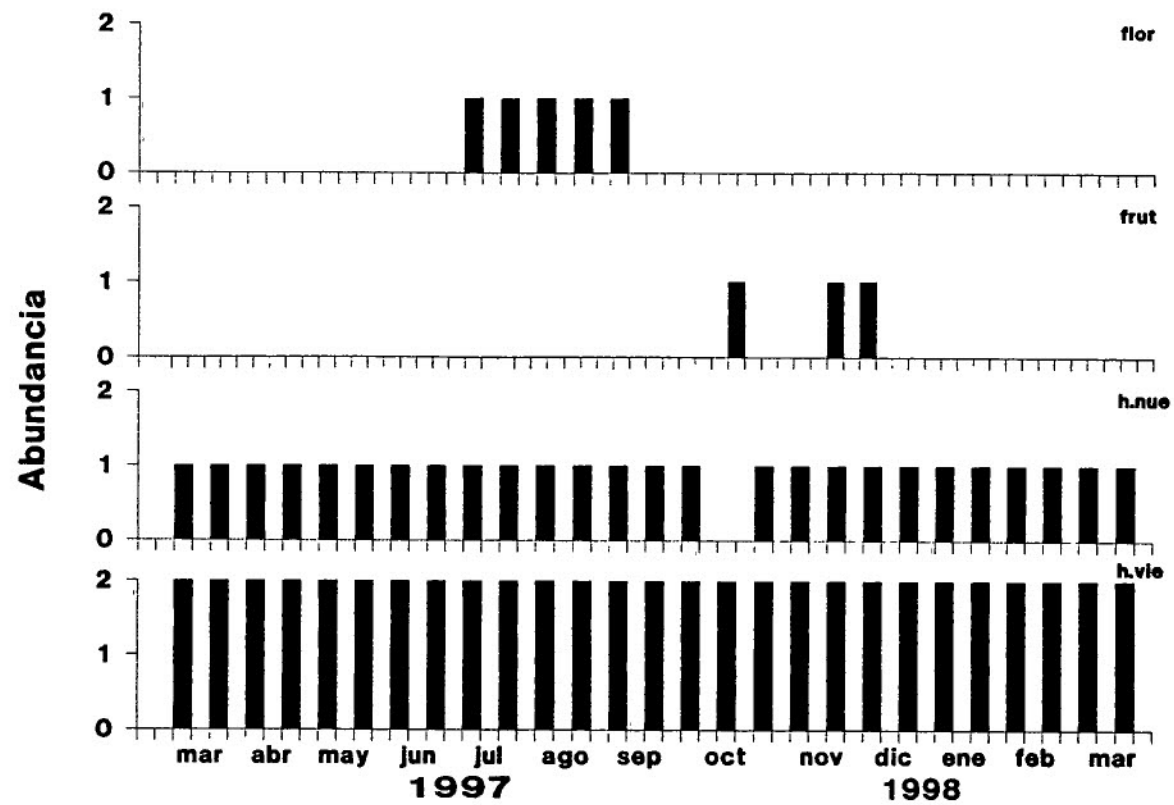


Fig. 10 Abundancia de la morfoespecie #4





Fenología de la planta Nectandra cuspidata

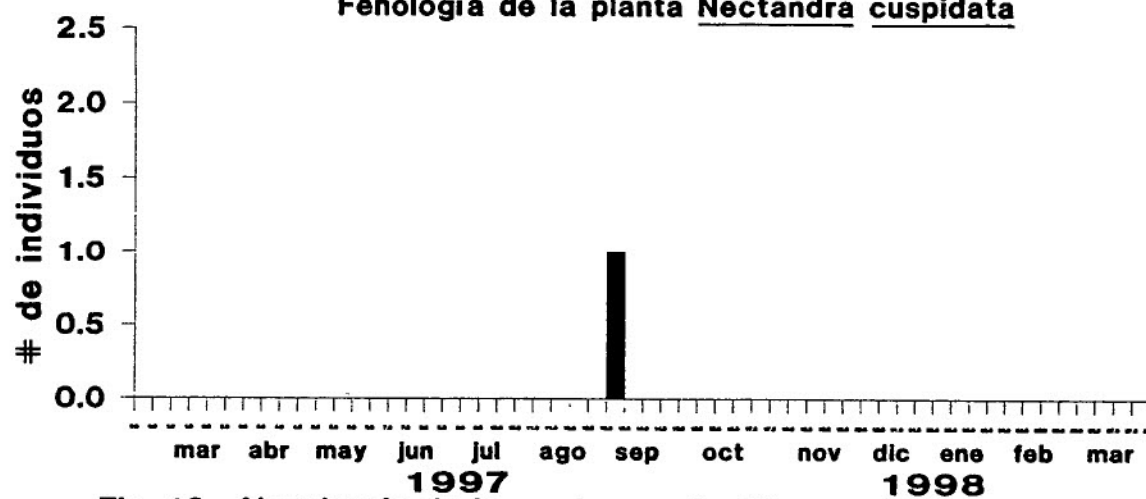
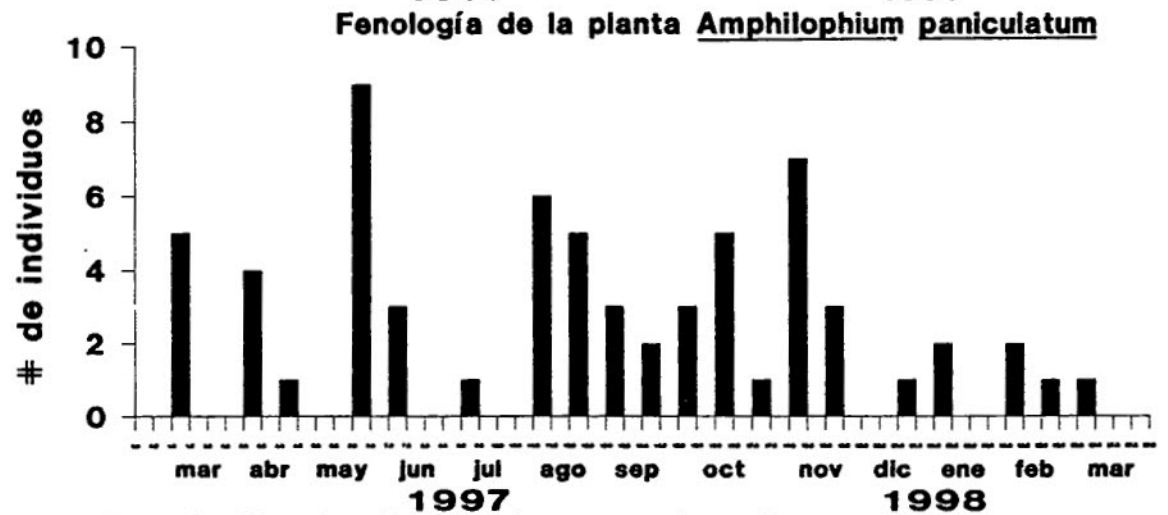


Fig. 12 Abundancia de la morfoespecie #6



**Fig. 13** Abundancia de *Hylaeogena thoracica*



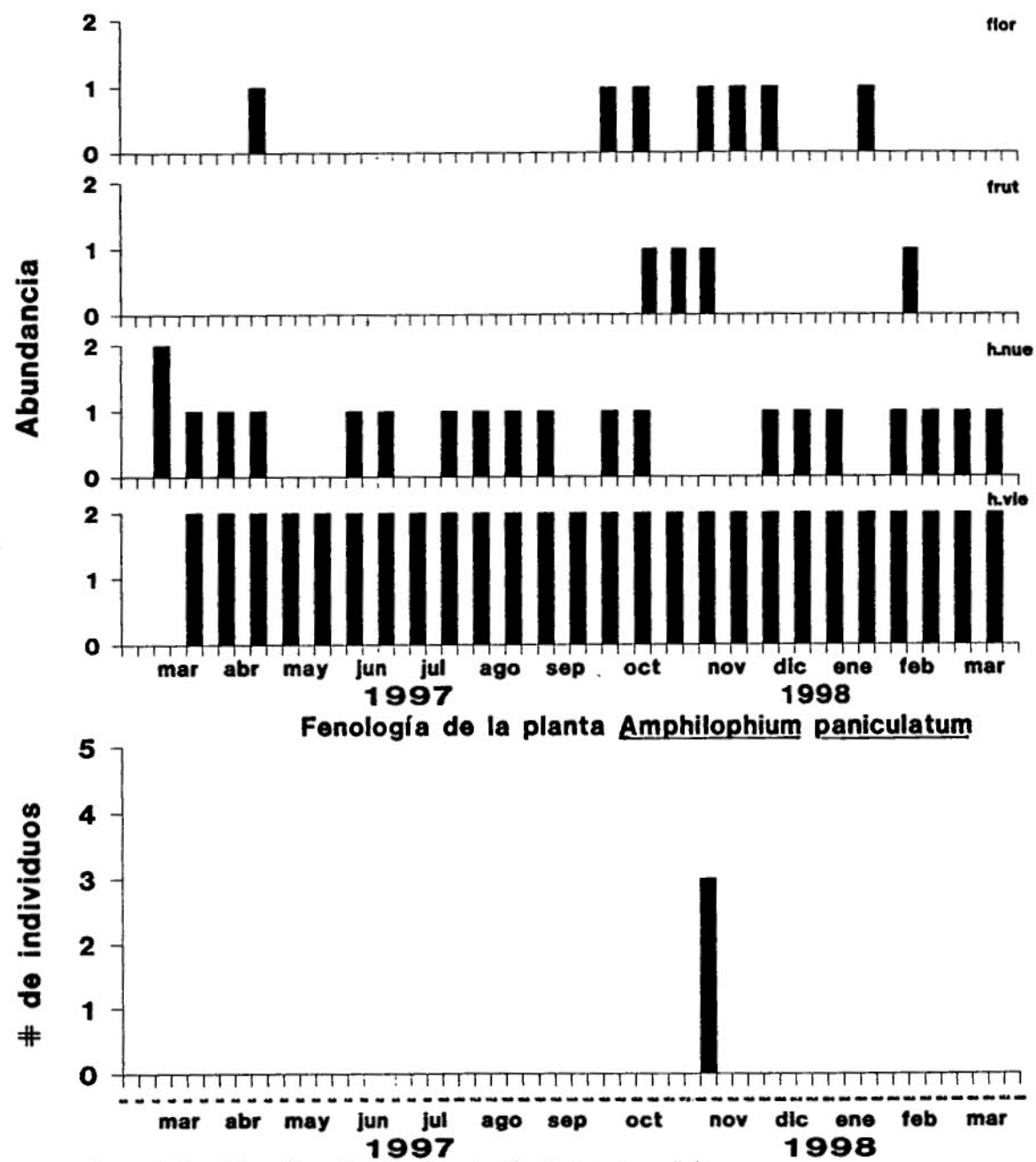


Fig. 14 Abundancia de la morfoespecie #8

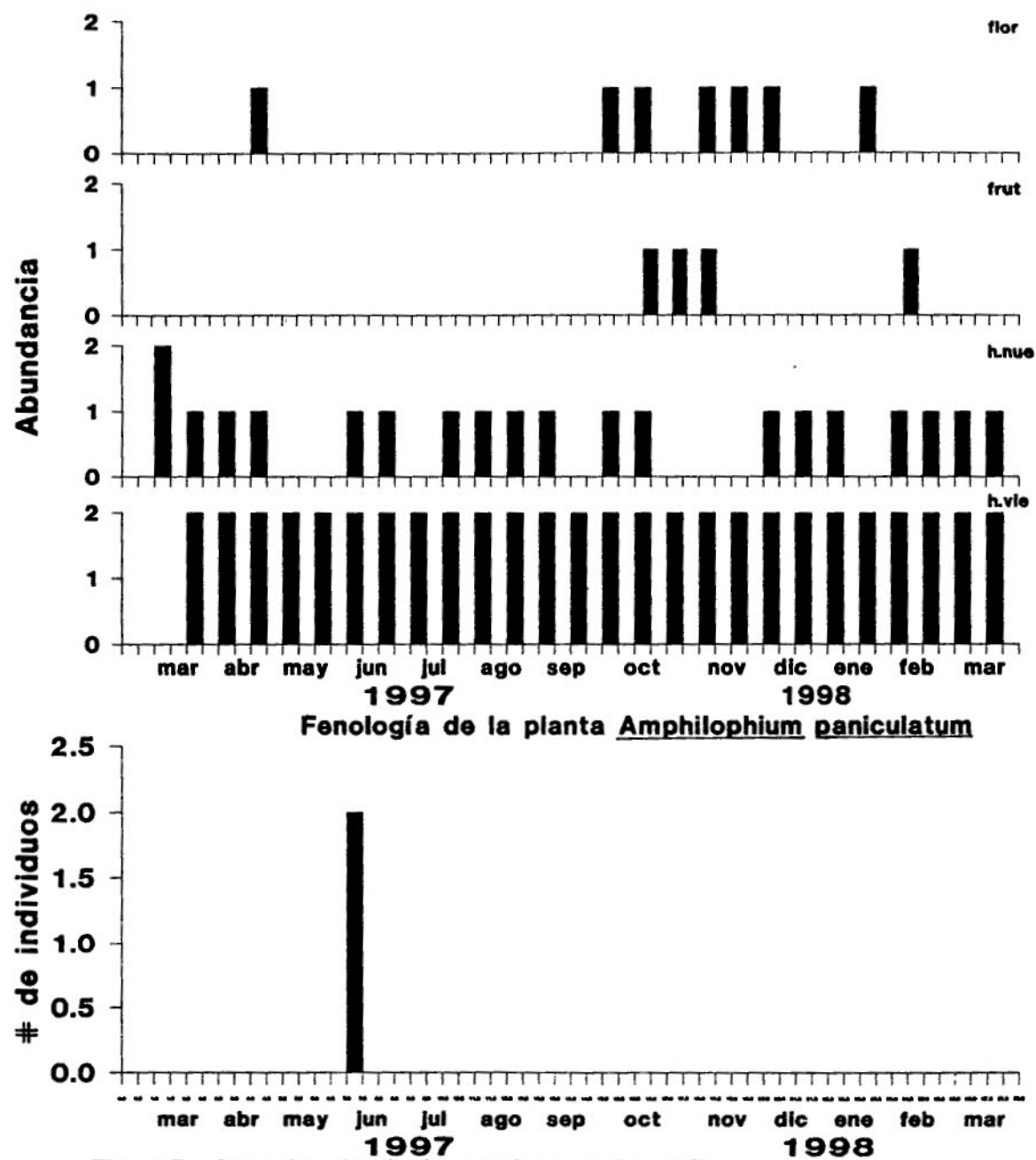
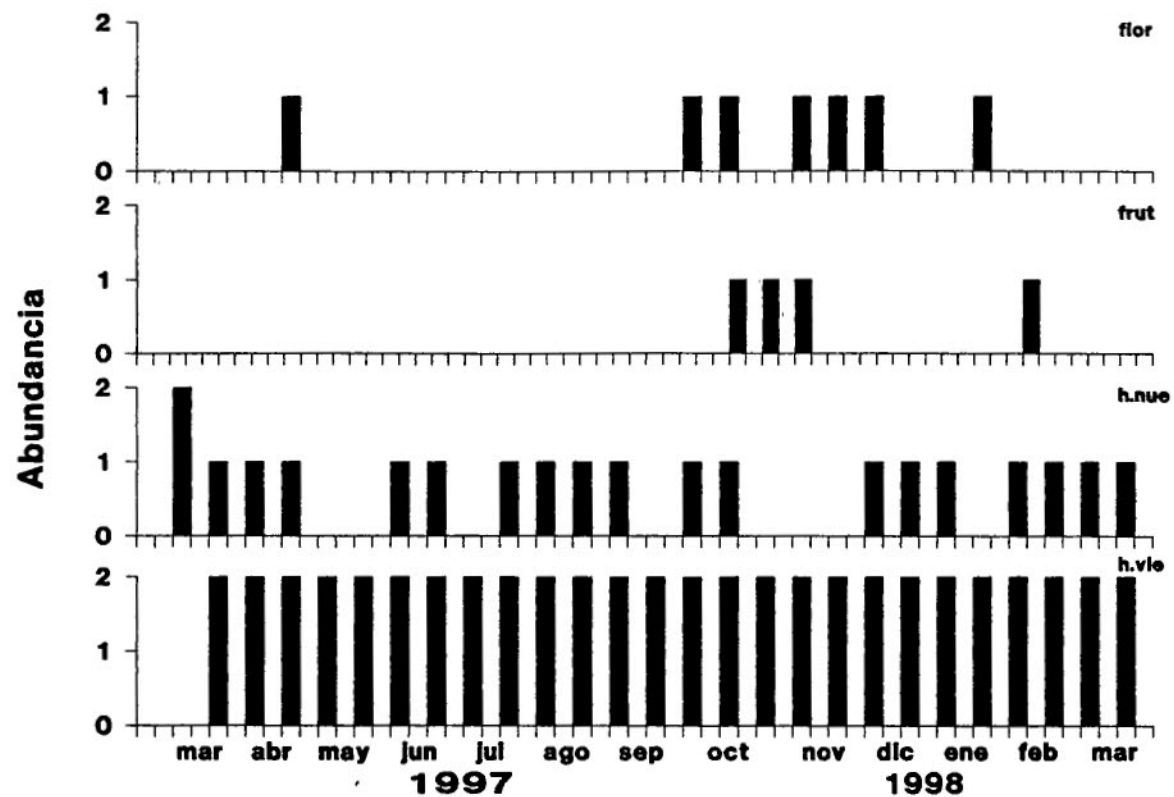


Fig. 15 Abundancia de la morfoespecie #9



Fenología de la planta *Amphilophium paniculatum*

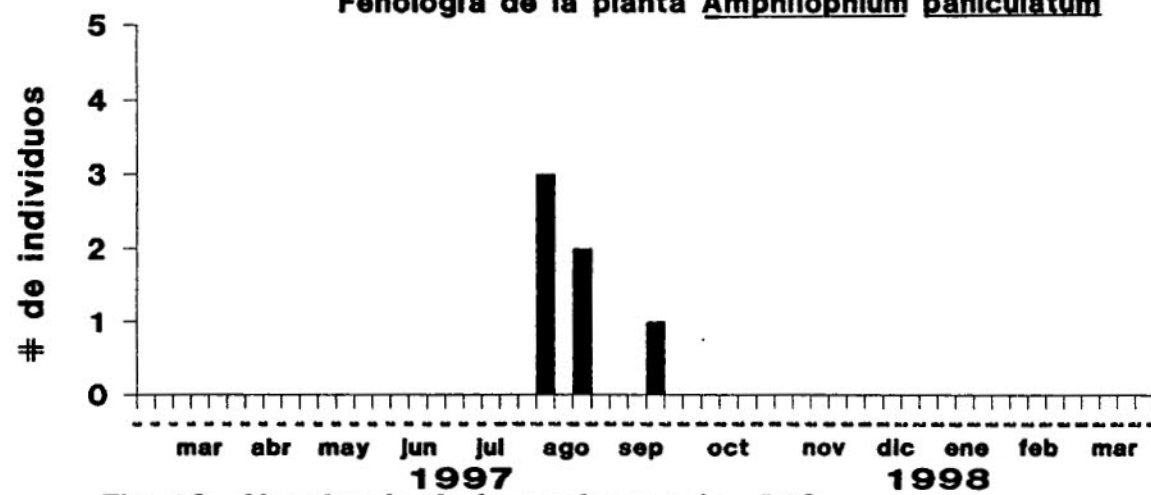
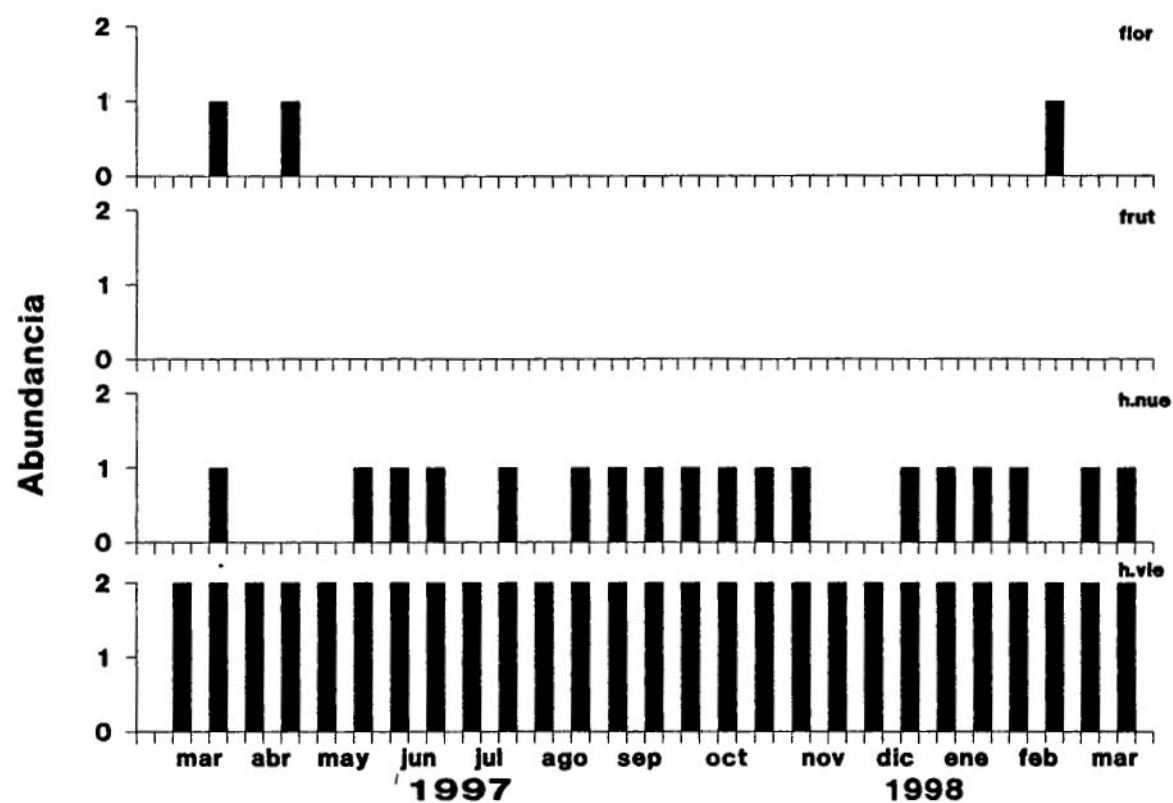


Fig. 16 Abundancia de la morfoespecie #10



Fenología de la planta Mikania leiostachya

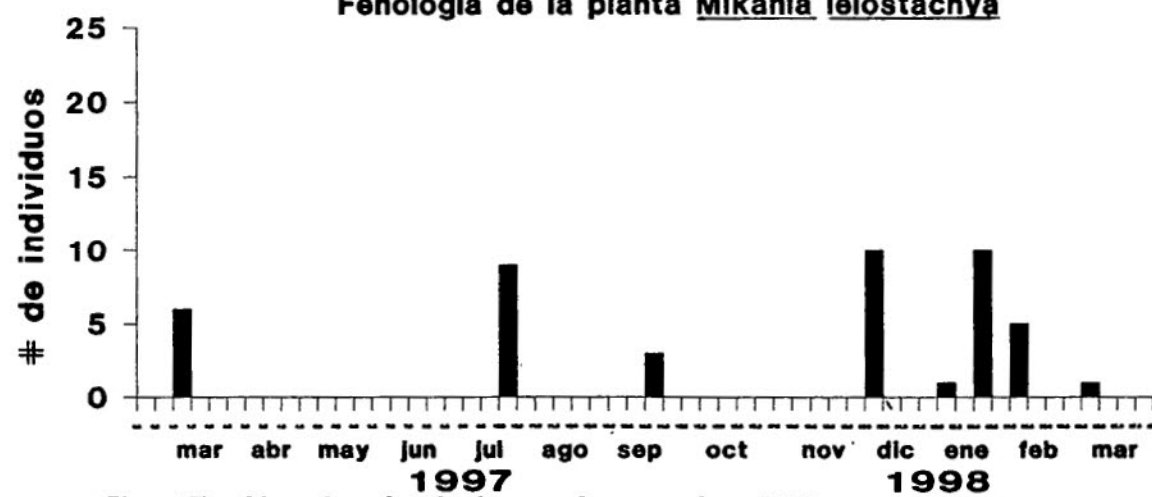


Fig. 17 Abundancia de la morfoespecie #11

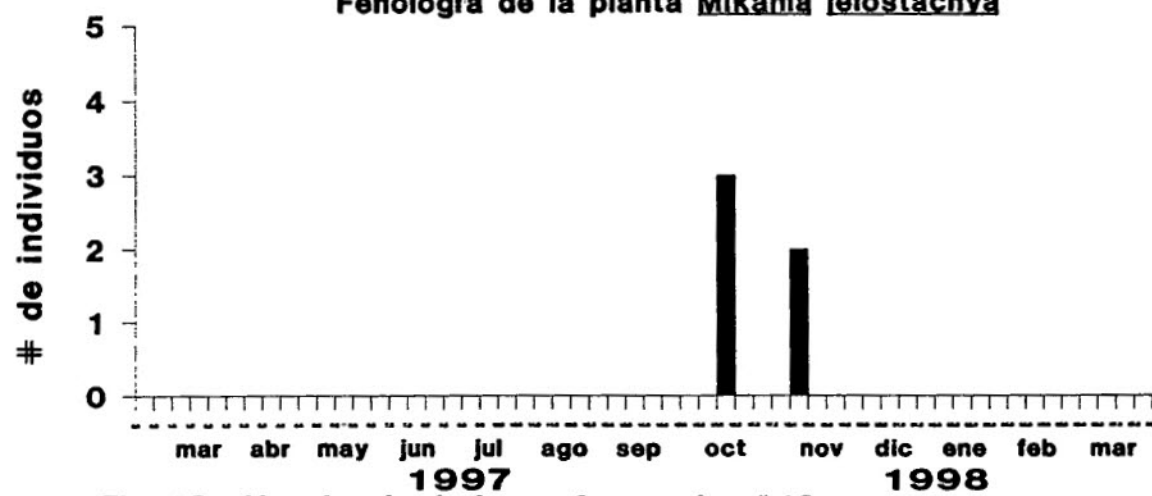
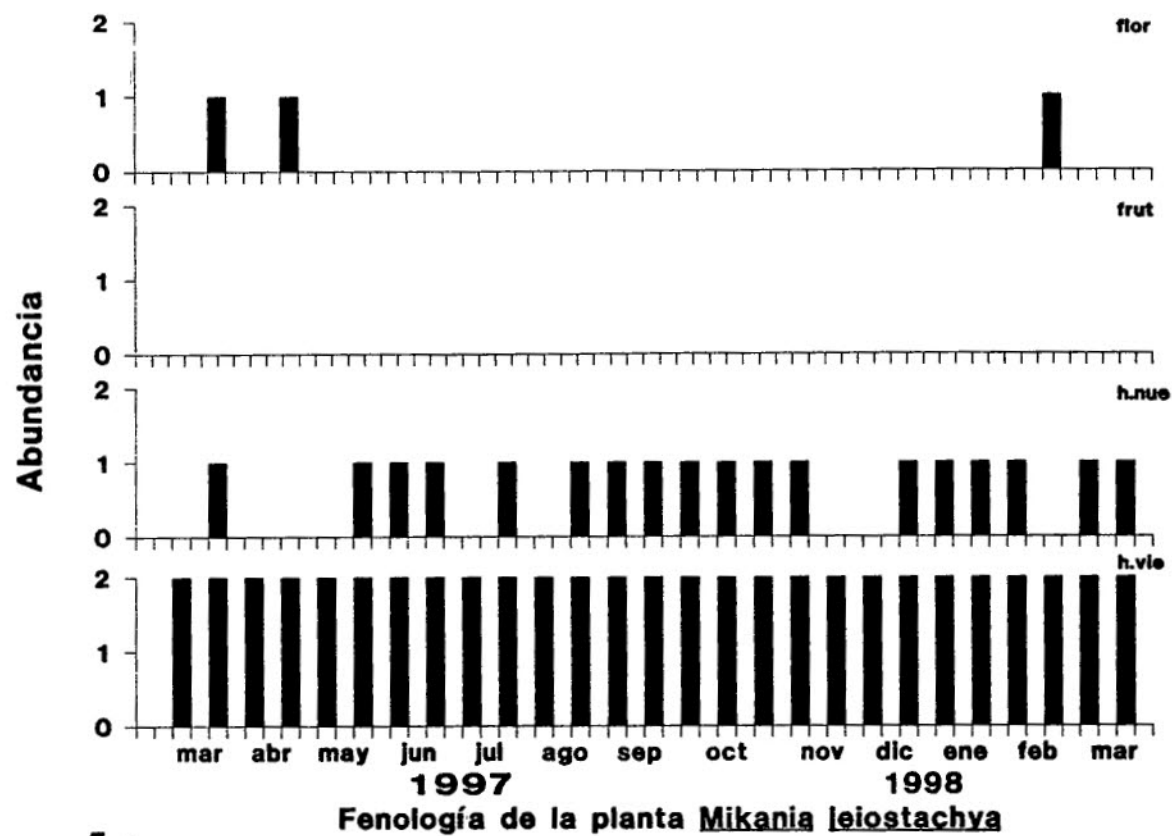


Fig. 18 Abundancia de la morfoespecie #12

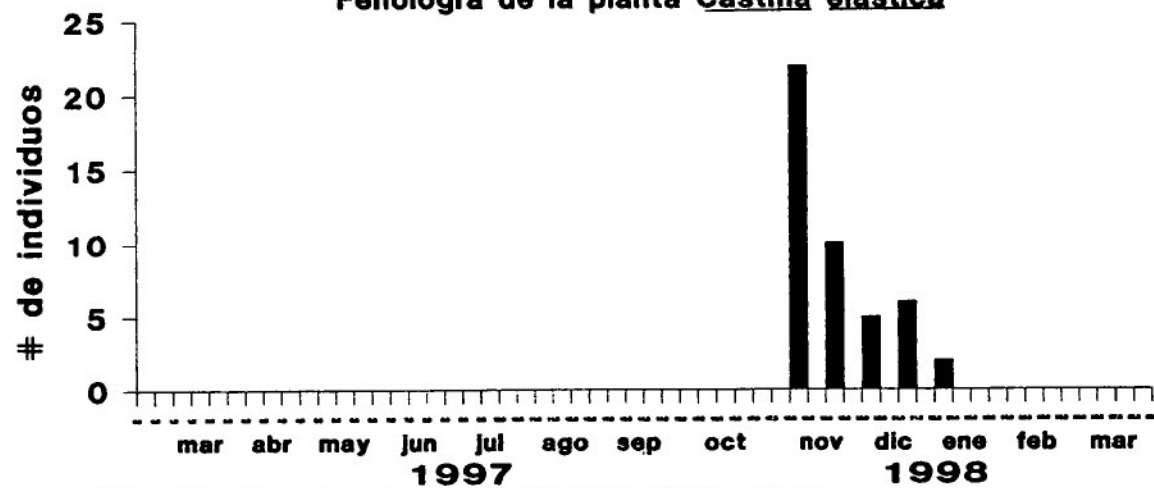
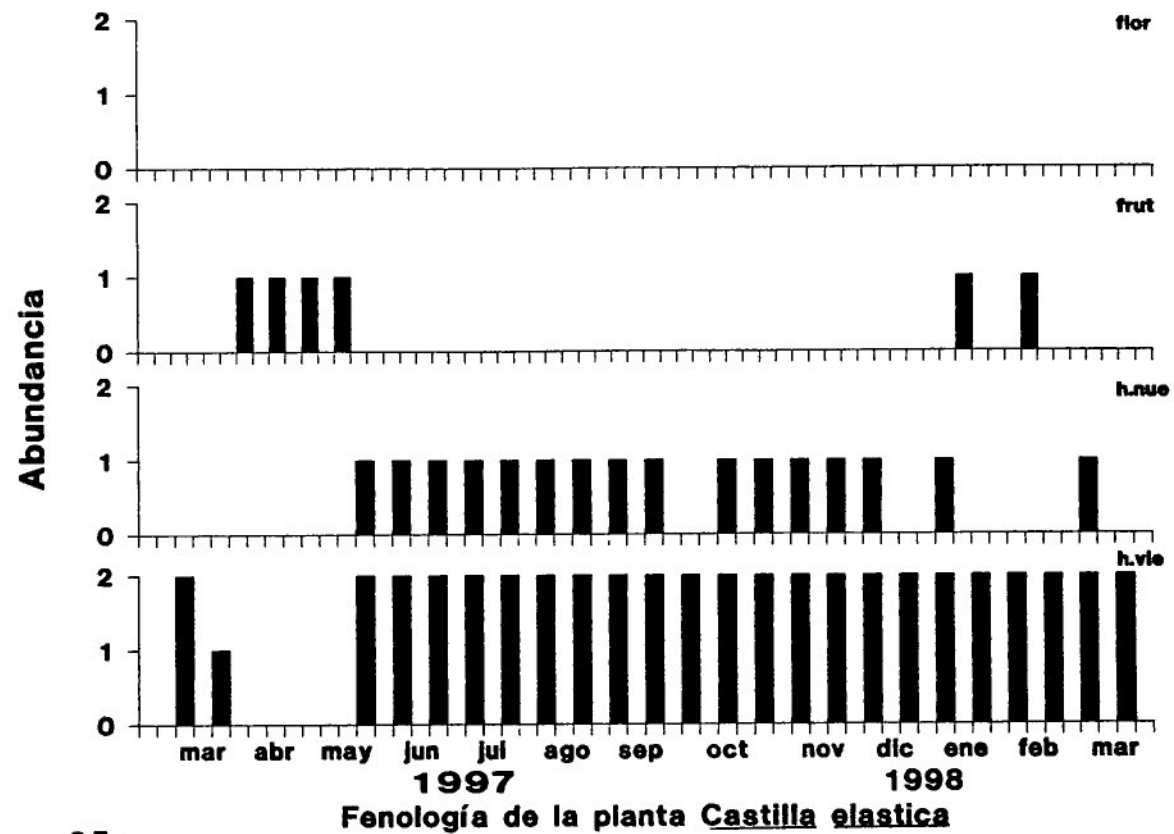


Fig. 19 Abundancia de la morfoespecie #13



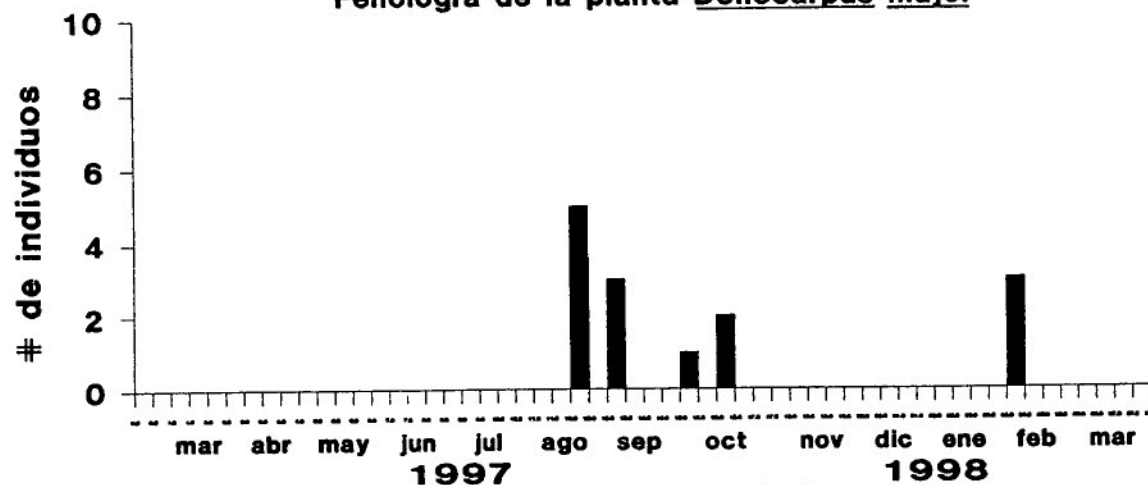
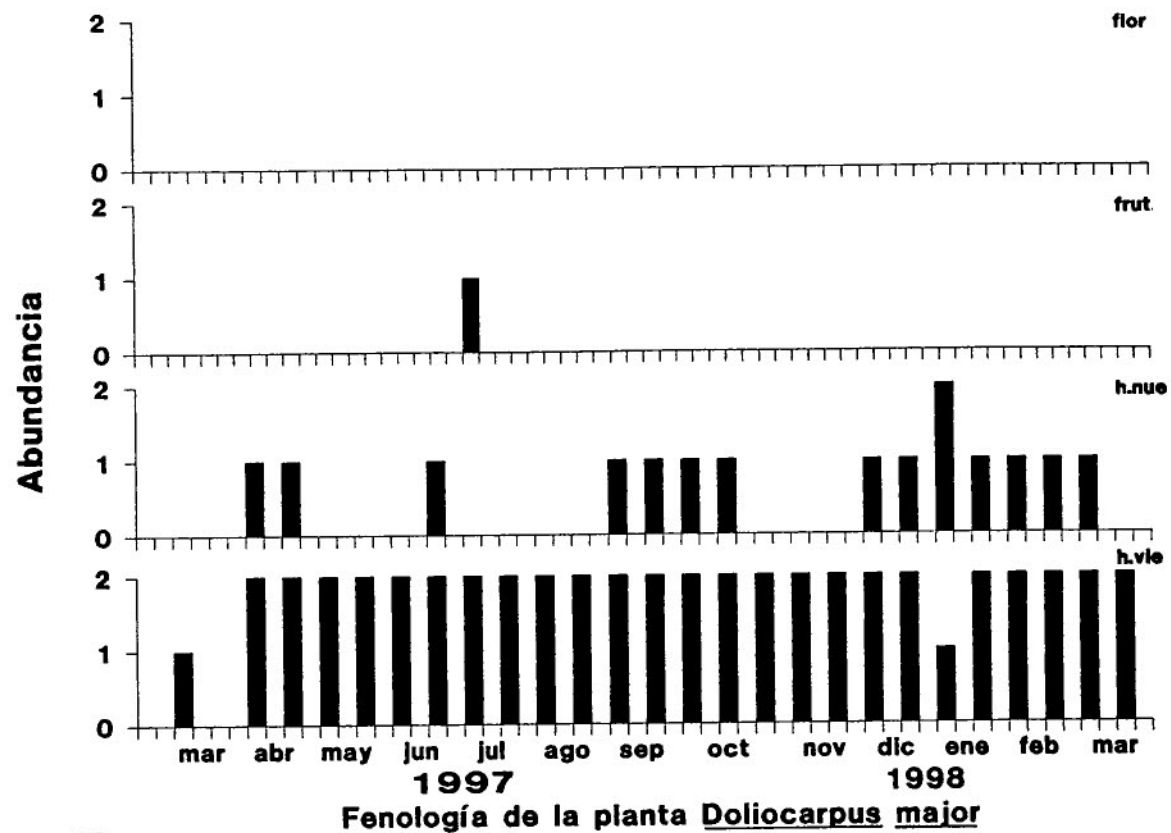


Fig. 20 Abundancia de la morfoespecie #14

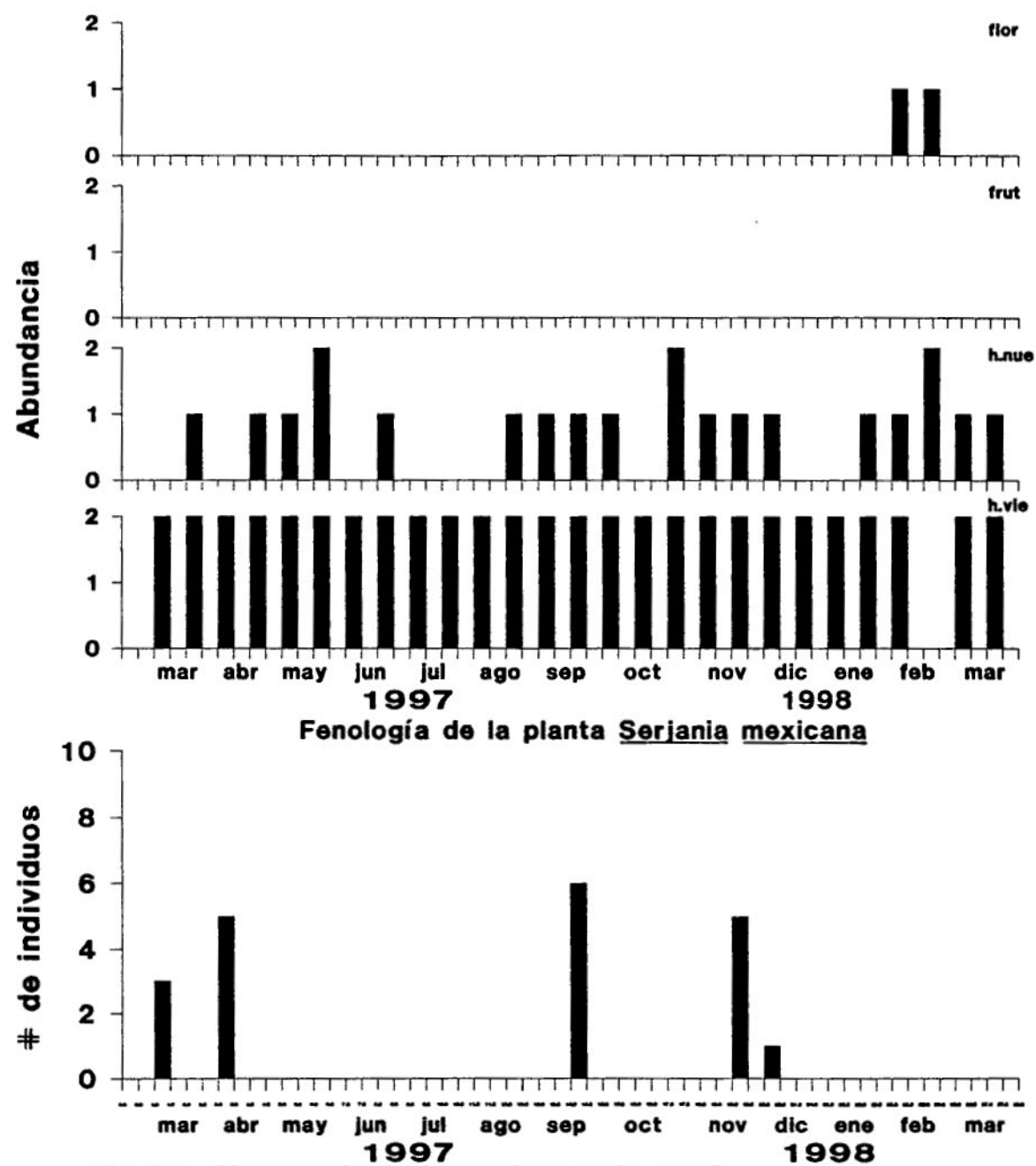


Fig. 21 Abundancia de la morfoespecie #15

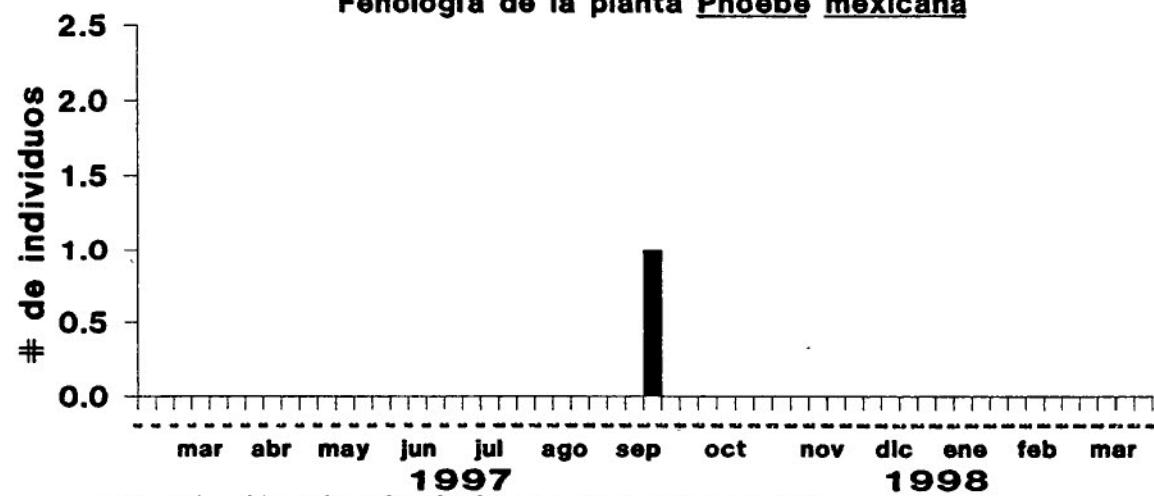
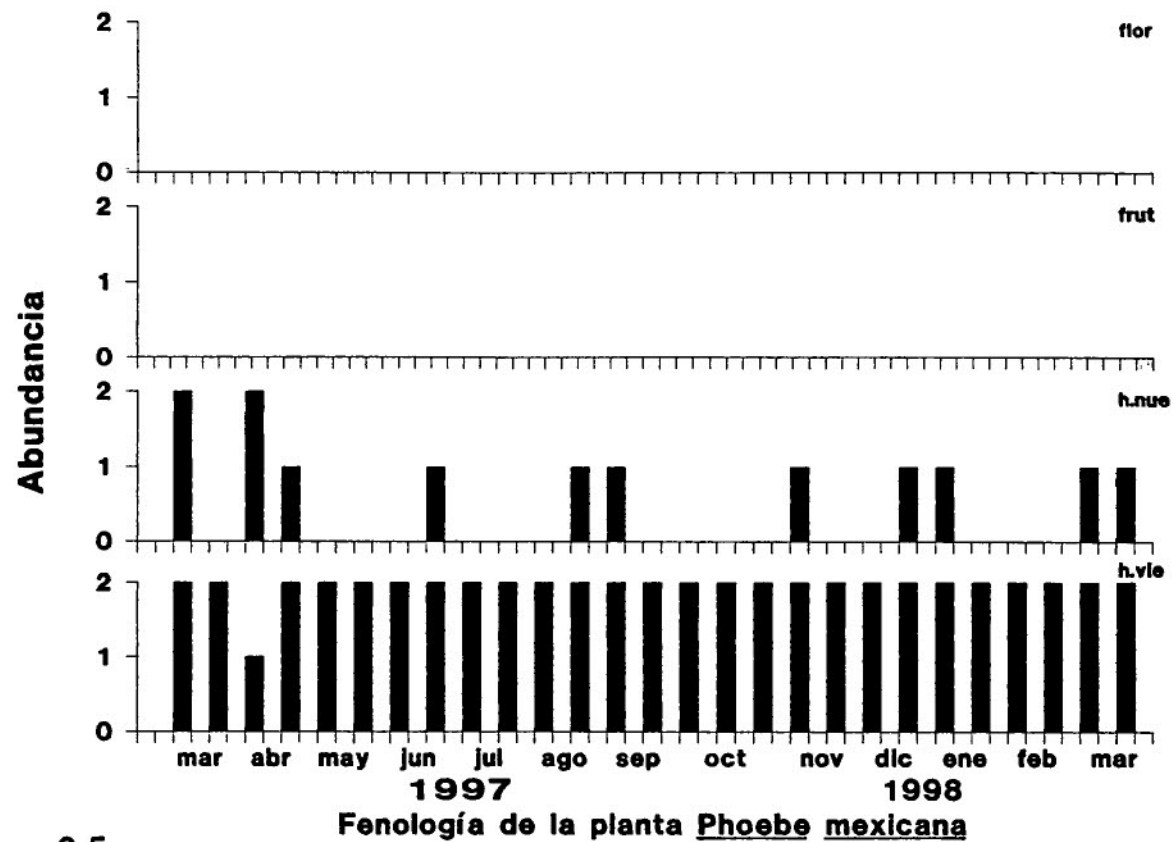


Fig. 22 Abundancia de la morfoespecie # 16

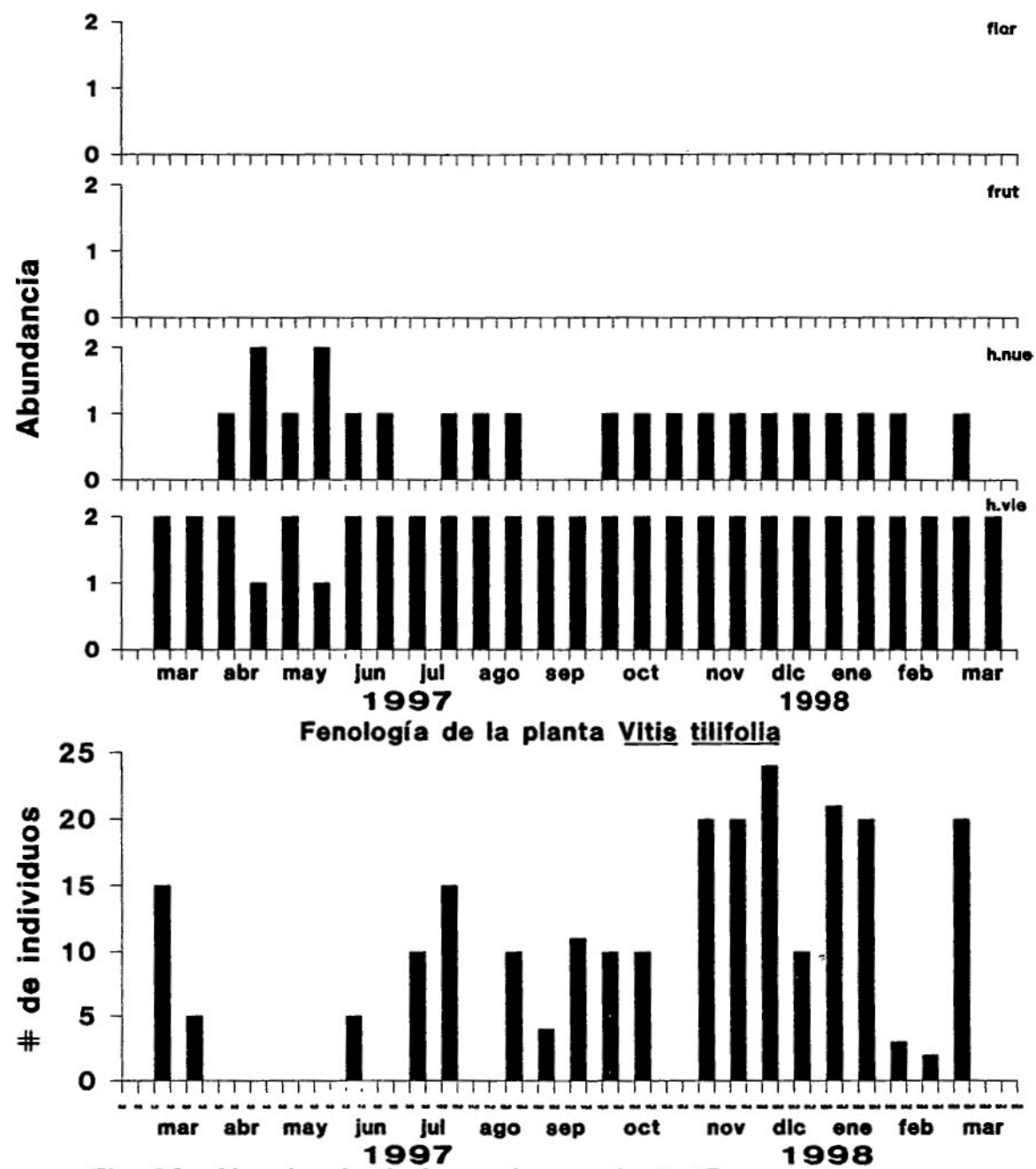
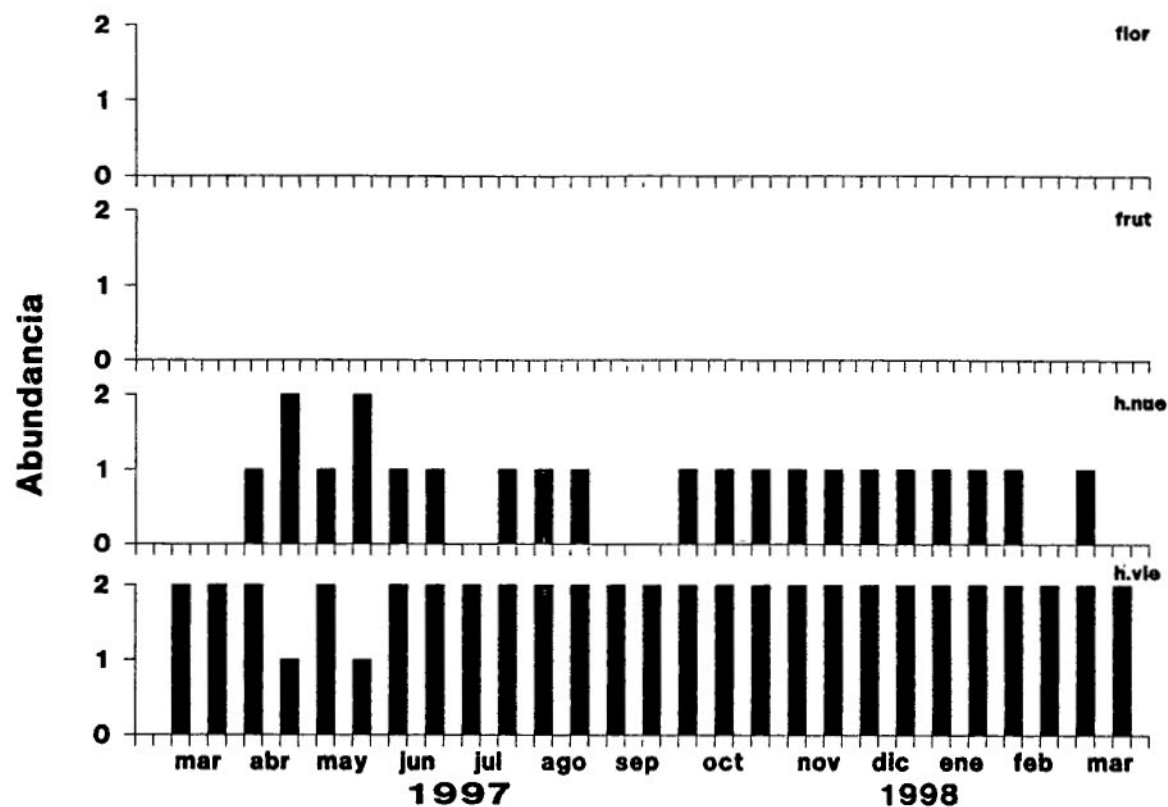


Fig. 23 Abundancia de la morfoespecie # 17



Fenología de la planta *Vitis tilifolia*

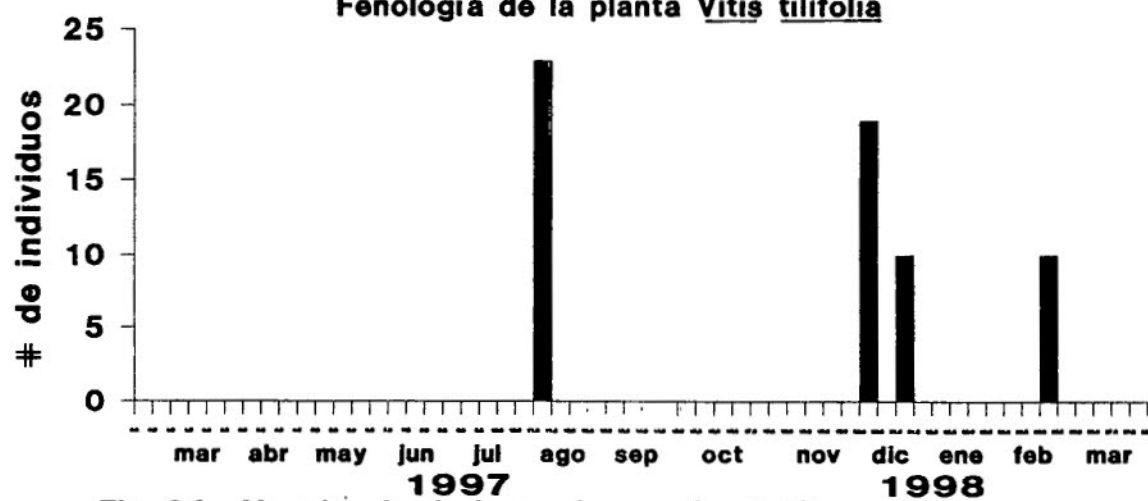
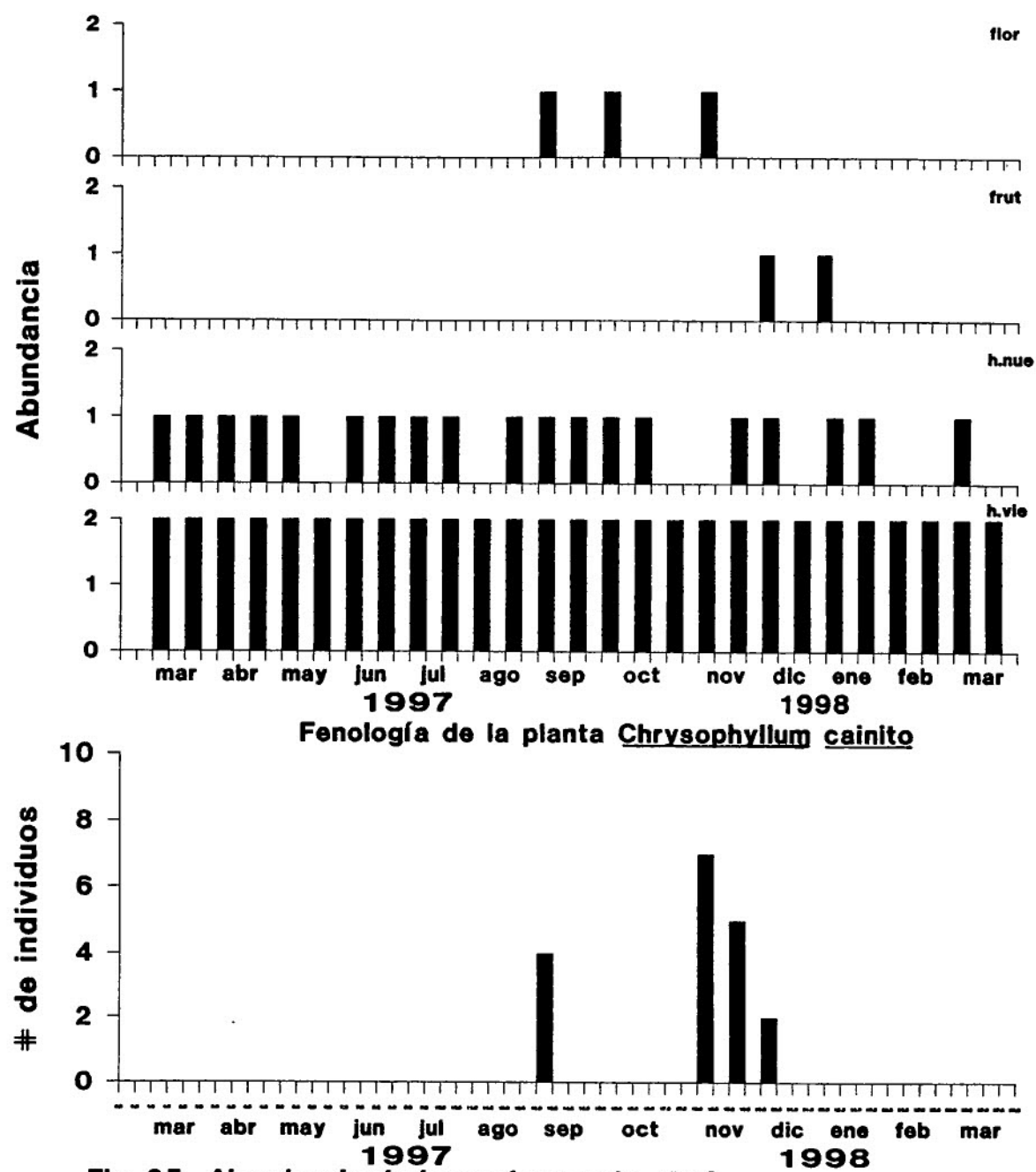
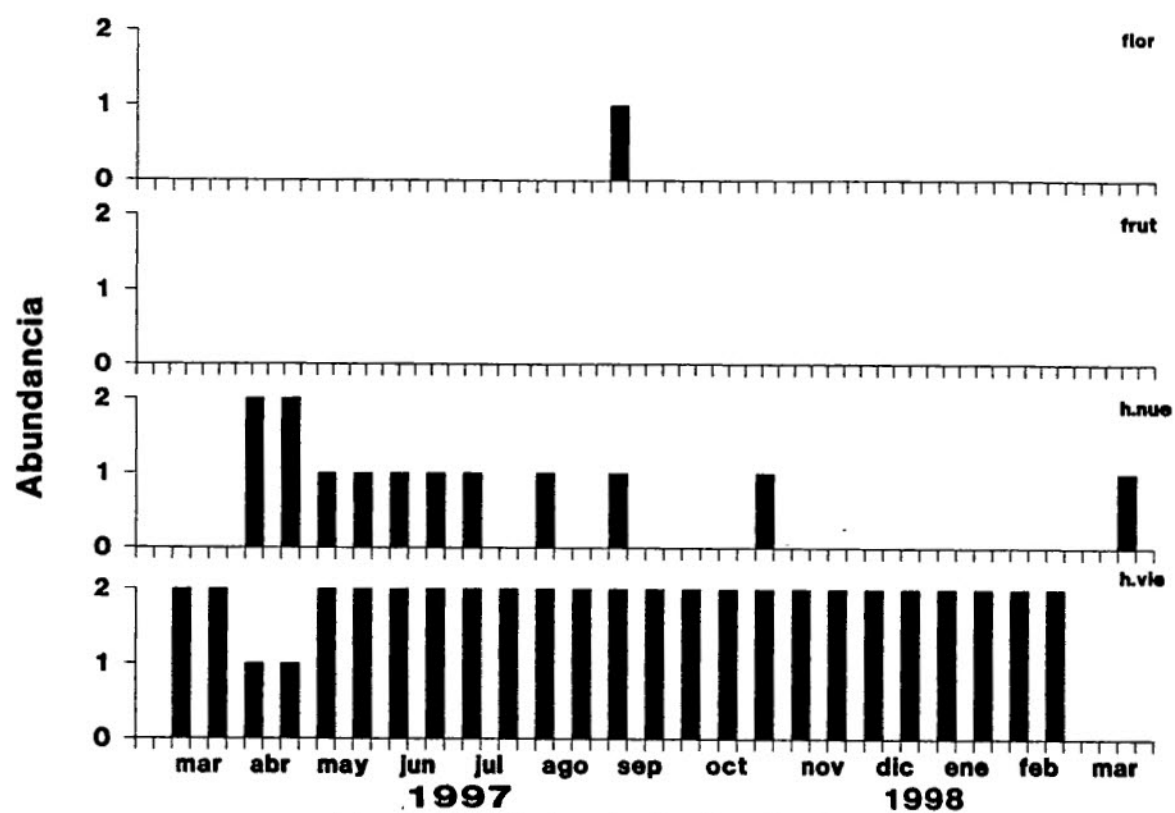


Fig. 24 Abundancia de la morfoespecie #18



**Fig. 25 Abundancia de la morfoespecie #19**





Fenología de la planta Combretum fruticosum

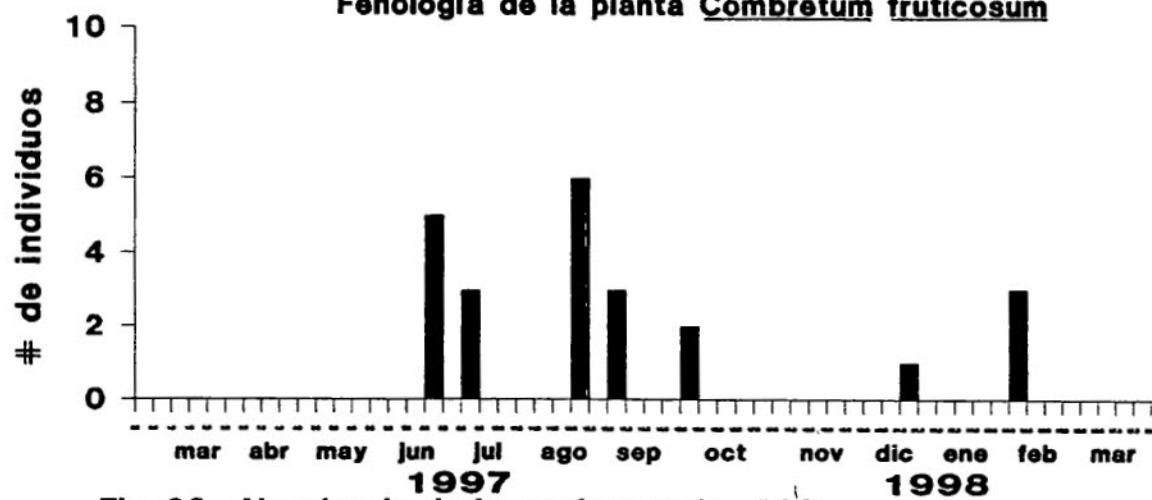


Fig. 26 Abundancia de la morfoespecie #20

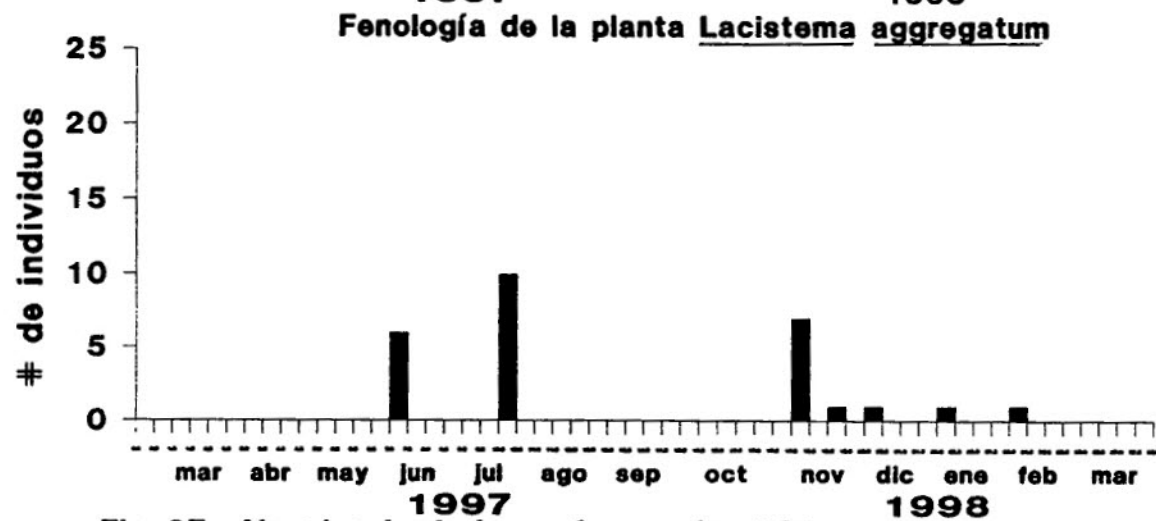
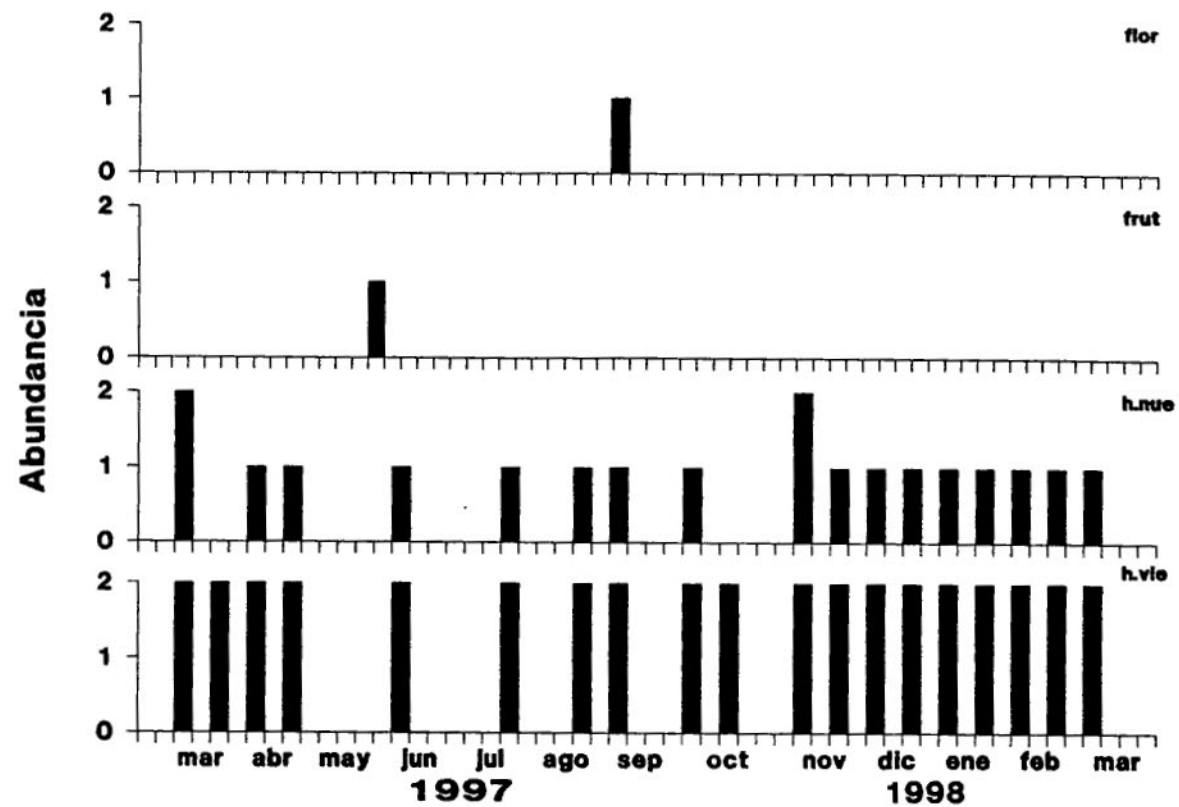
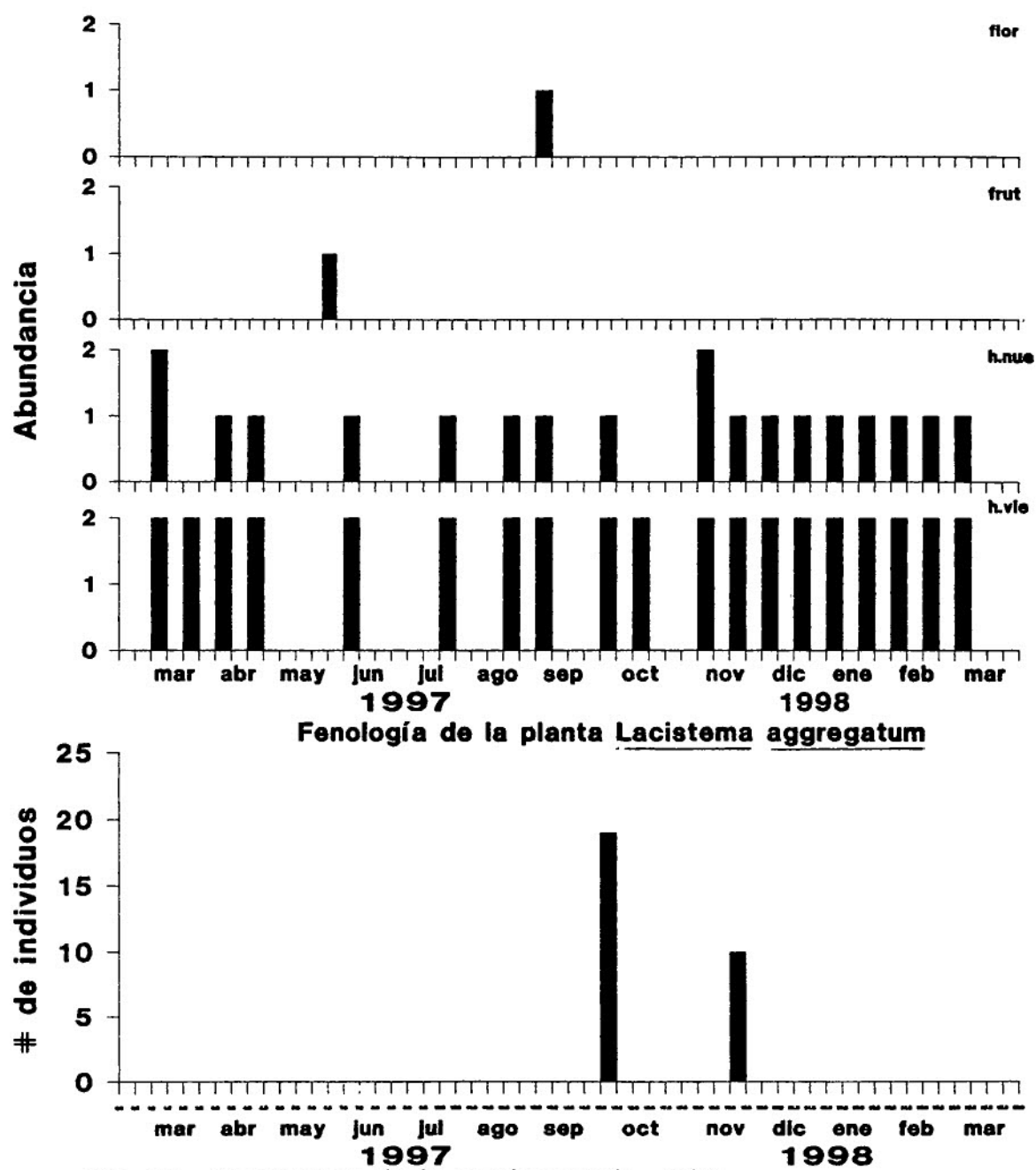
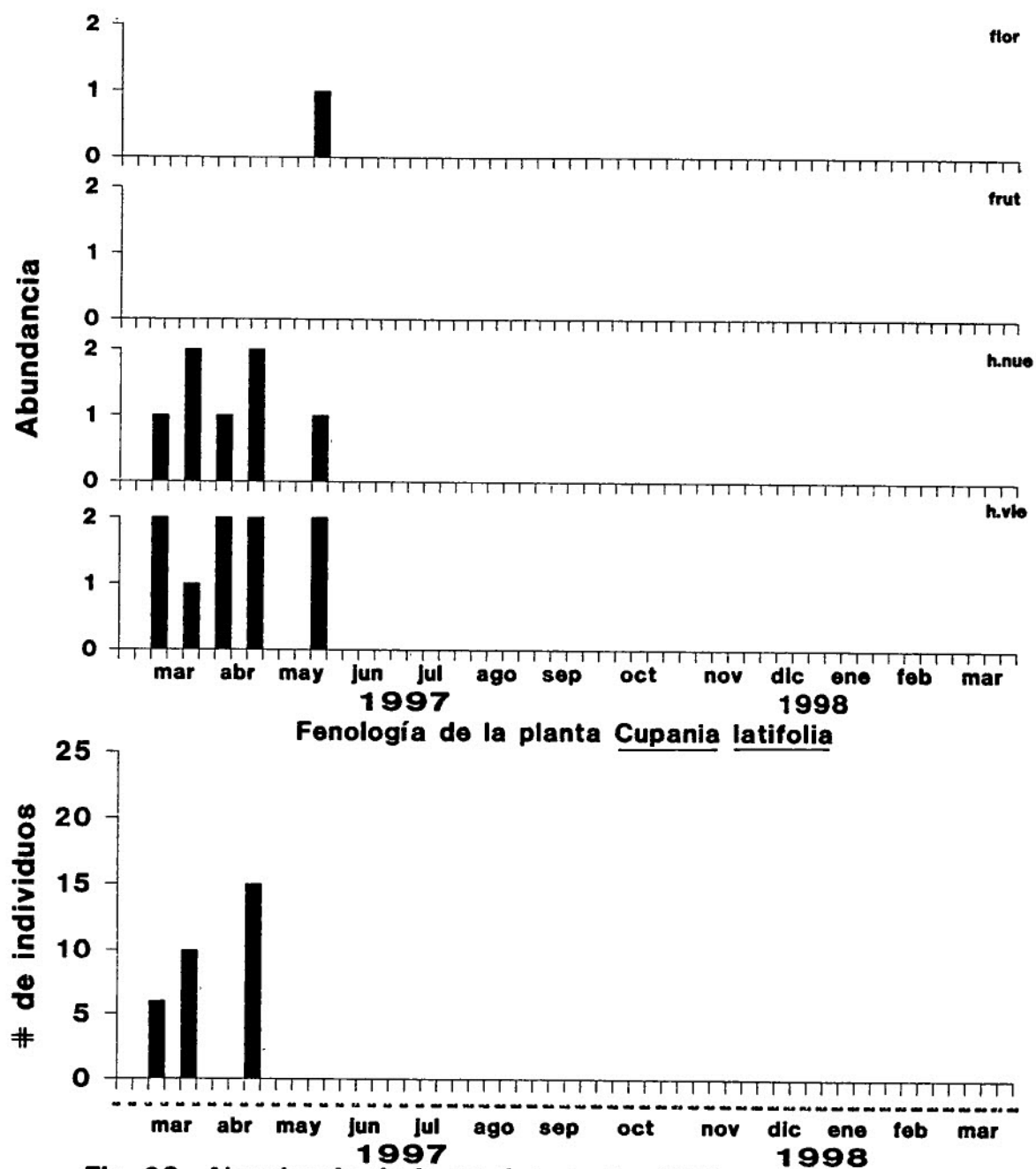


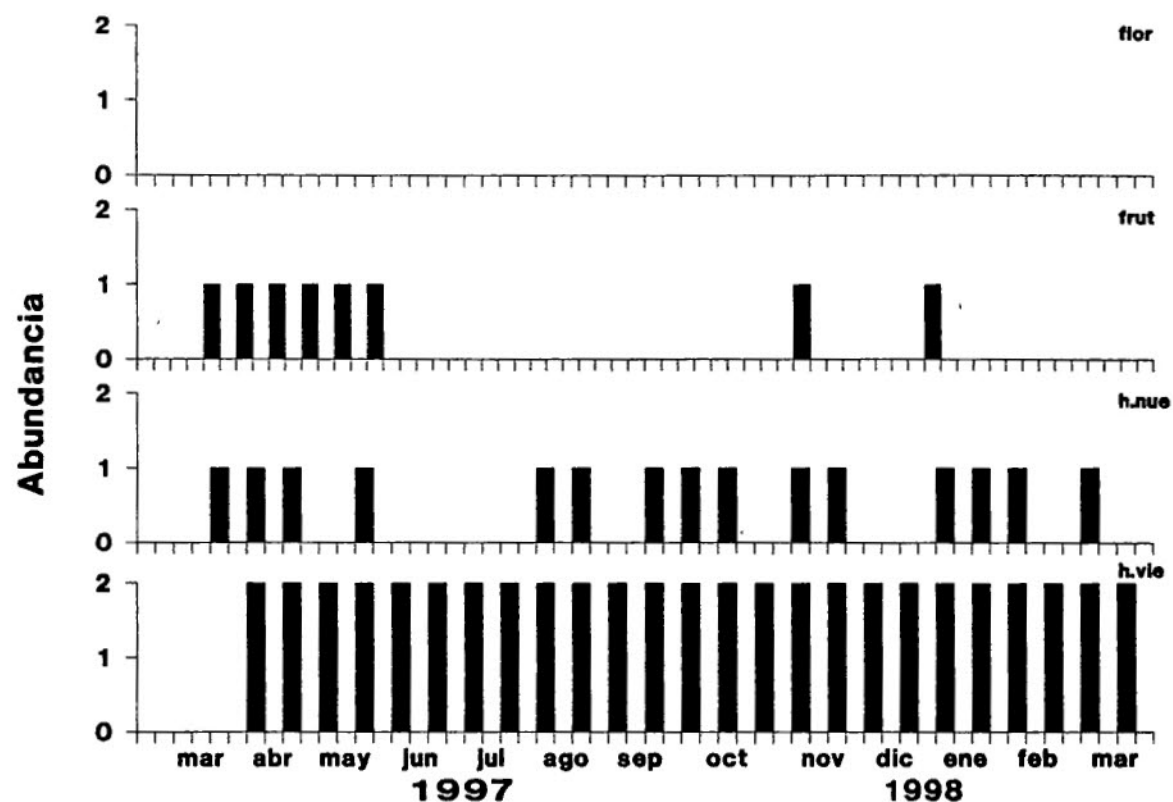
Fig. 27 Abundancia de la morfoespecie #21



**Fig. 28 Abundancia de la morfoespecie #22**



**Fig. 29 Abundancia de la morfoespecie #23**



Fenología de la planta Ficus insipida

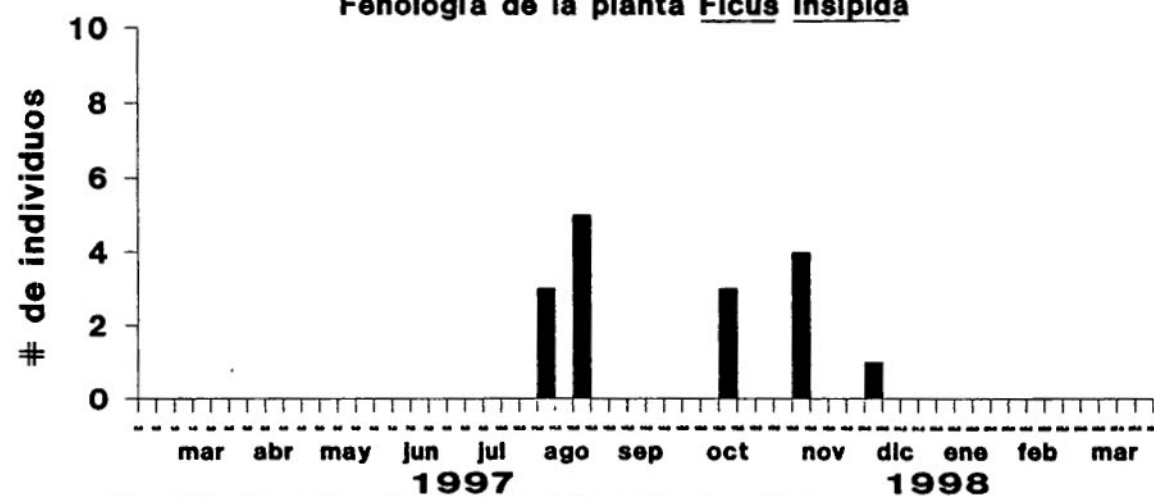


Fig. 30 Abundancia de la morfoespecie #24

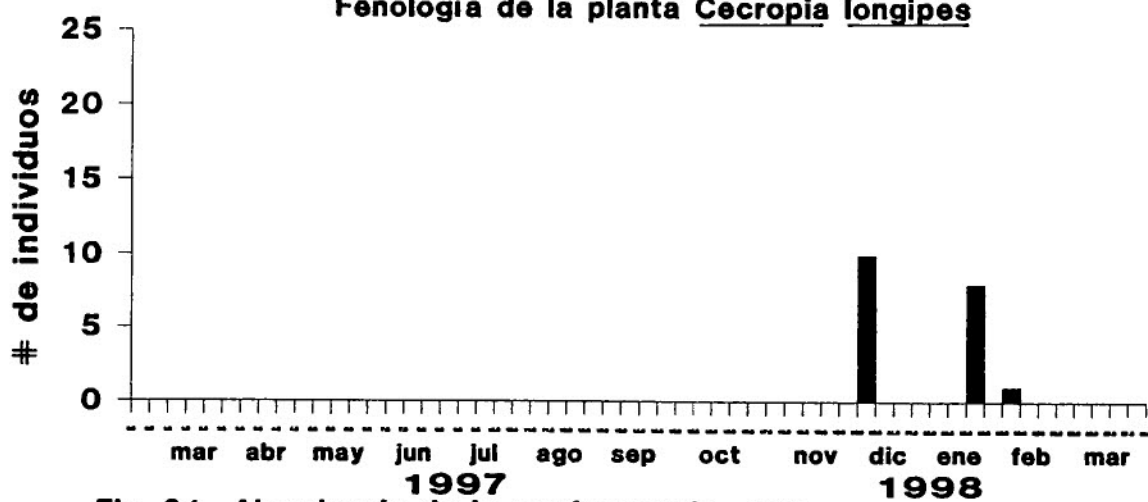
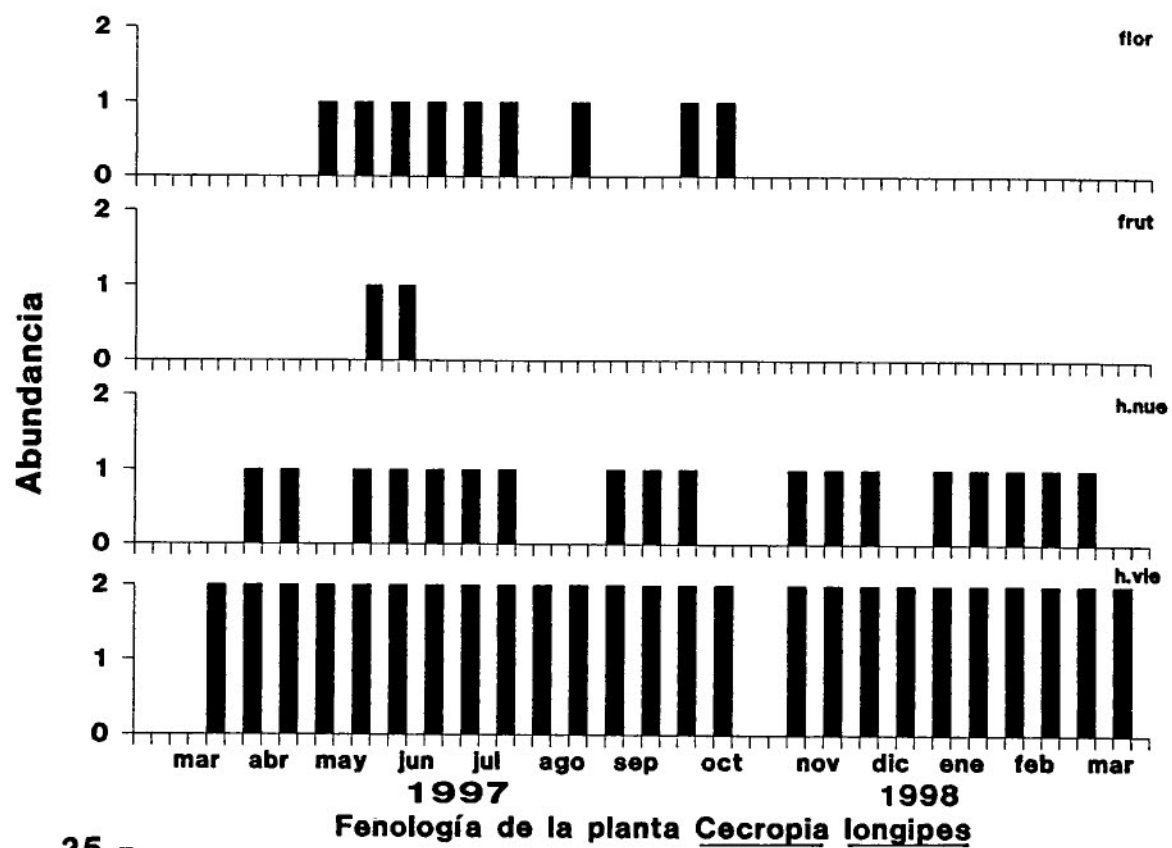
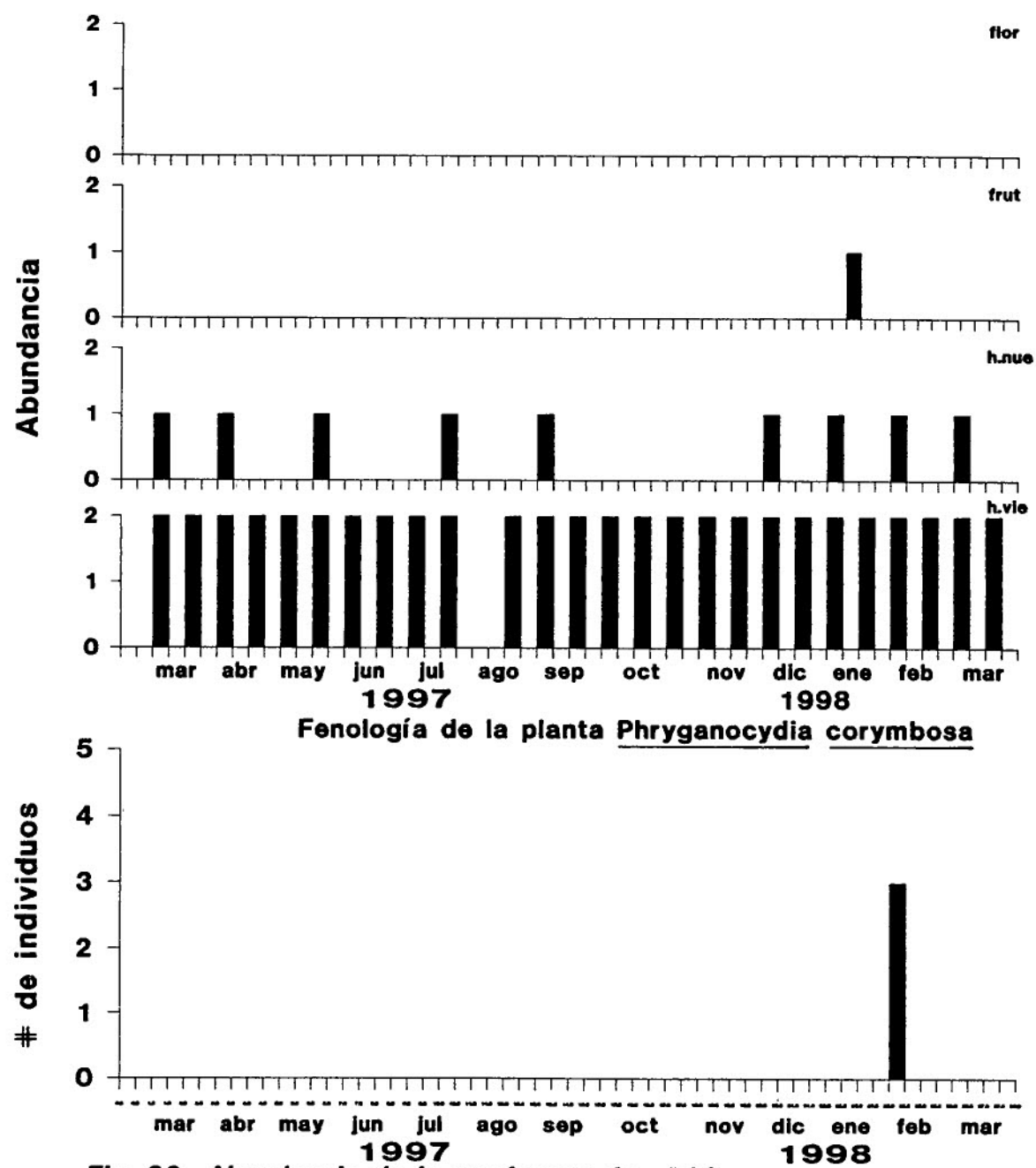
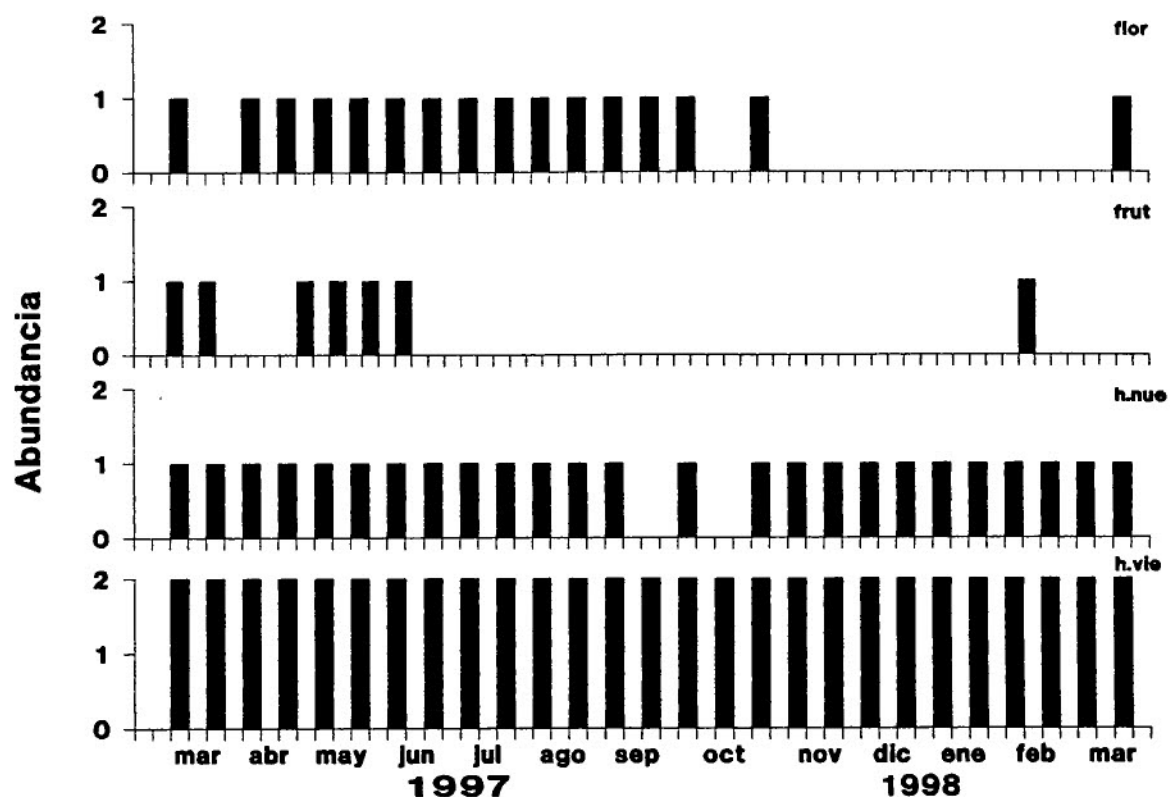


Fig. 31 Abundancia de la morfoespecie #25





**Fig. 32 Abundancia de la morfoespecie #26**



Fenología de la planta Cecropia obtusifolia

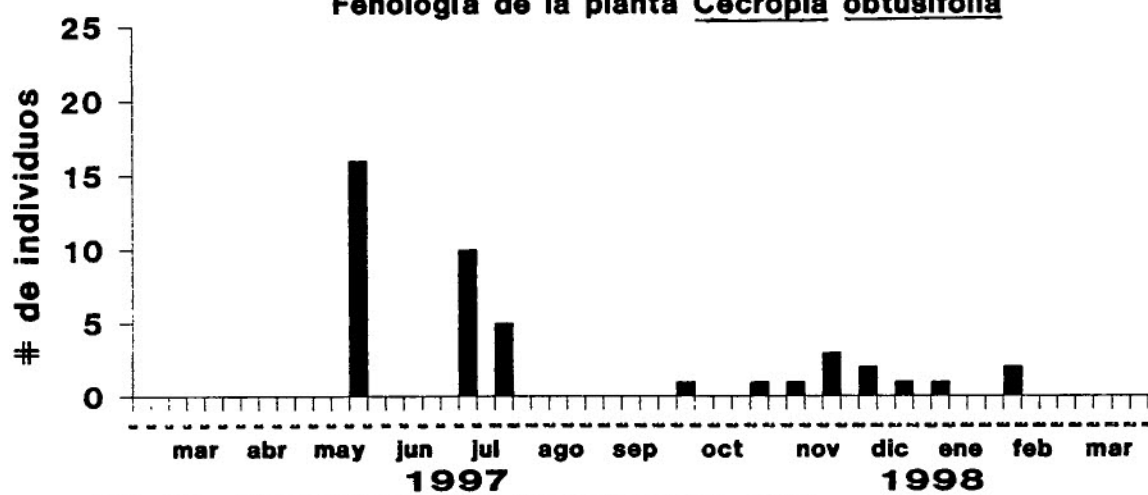


Fig. 33 Abundancia de la morfoespecie #27



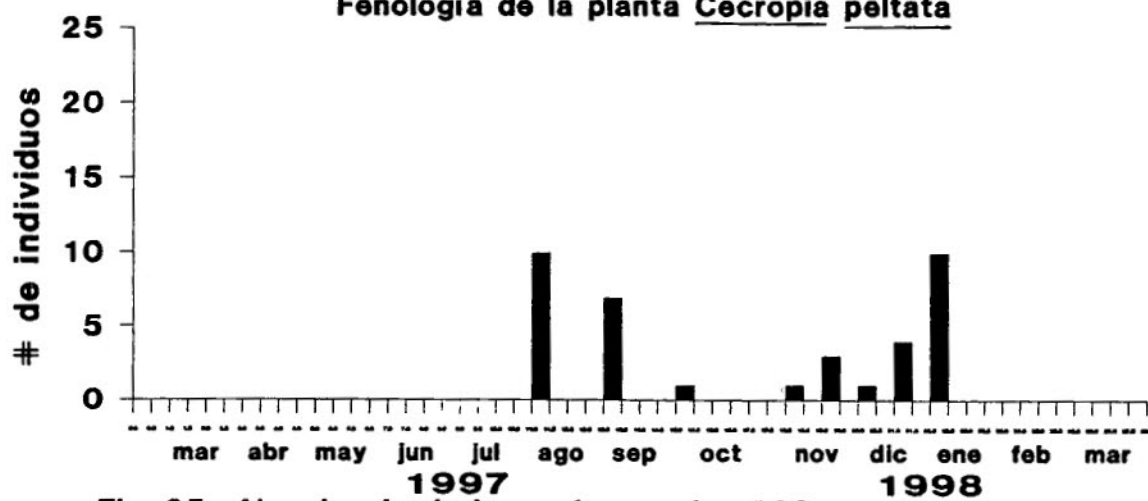
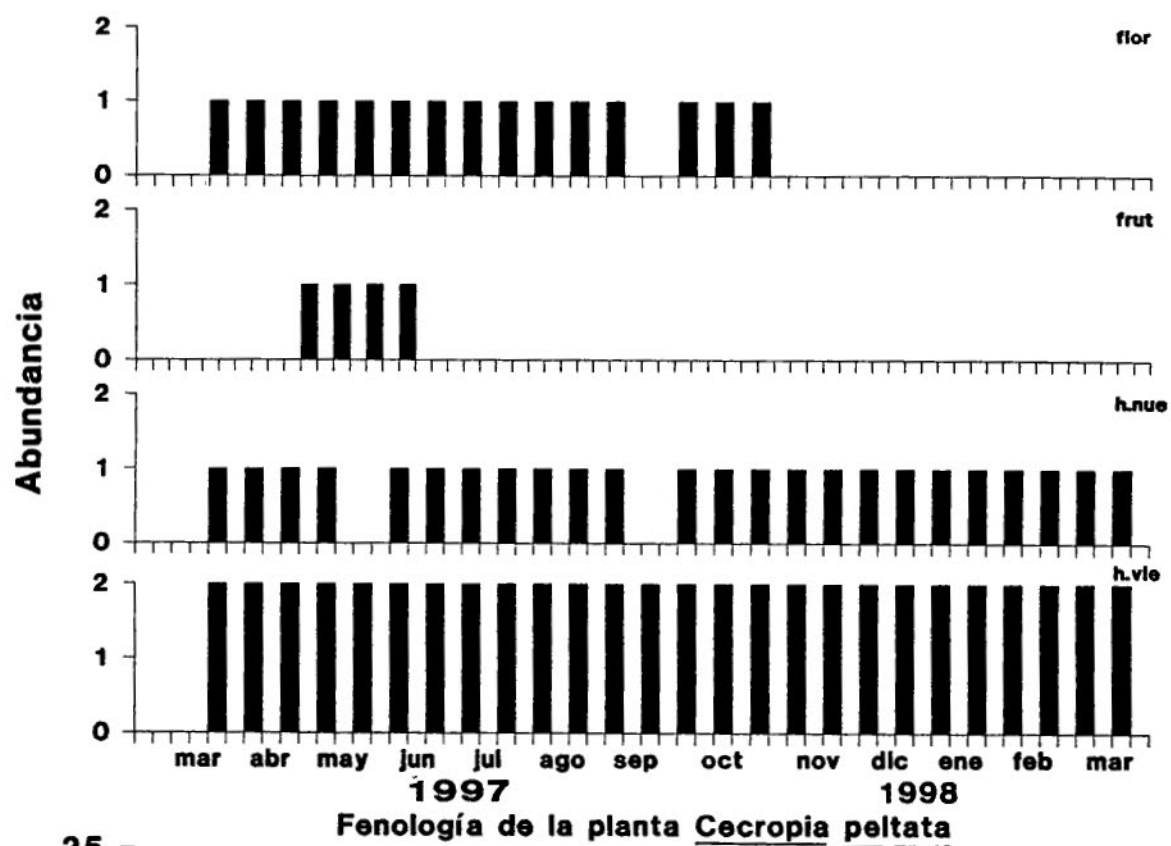


Fig. 35 Abundancia de la morfoespecie #29

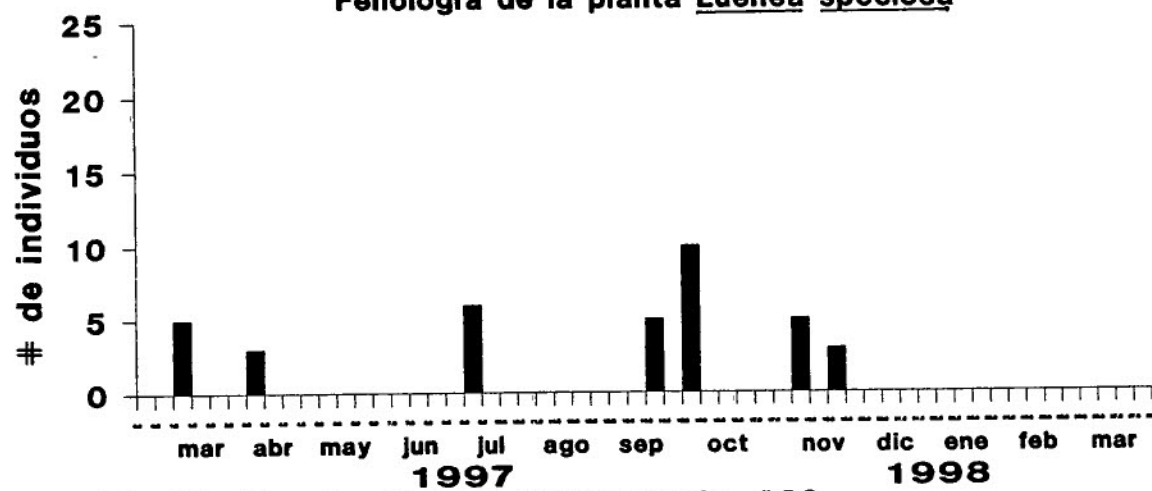
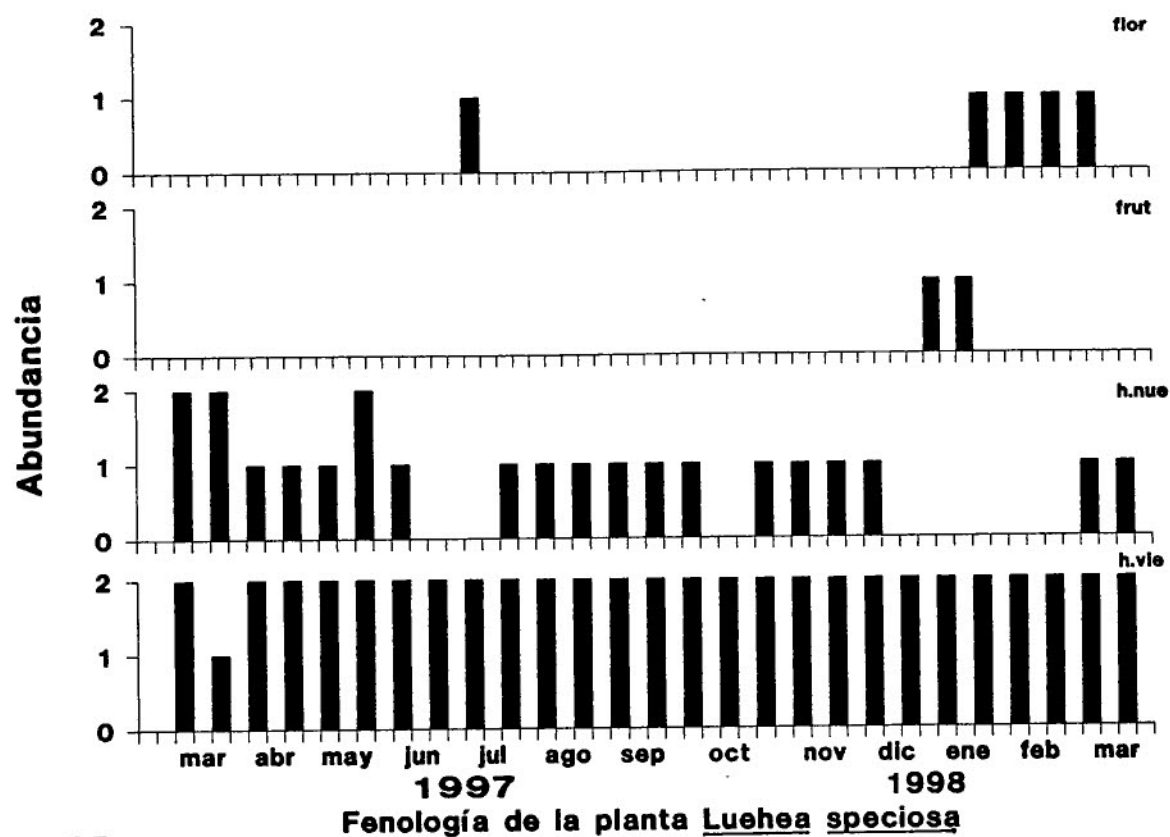
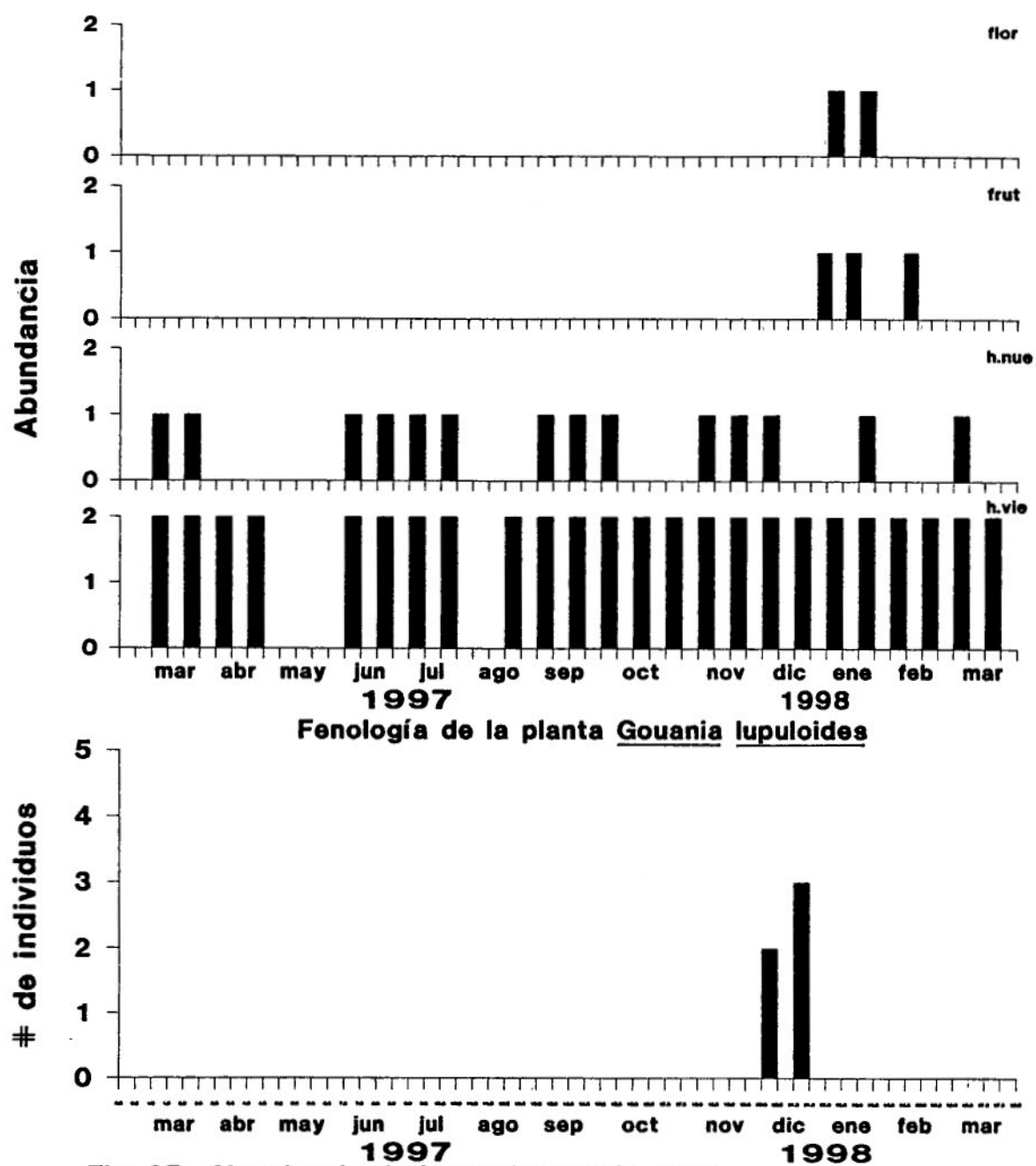


Fig. 36 Abundancia de la morfoespecie #30



**Fig. 37 Abundancia de la morfoespecie #31**



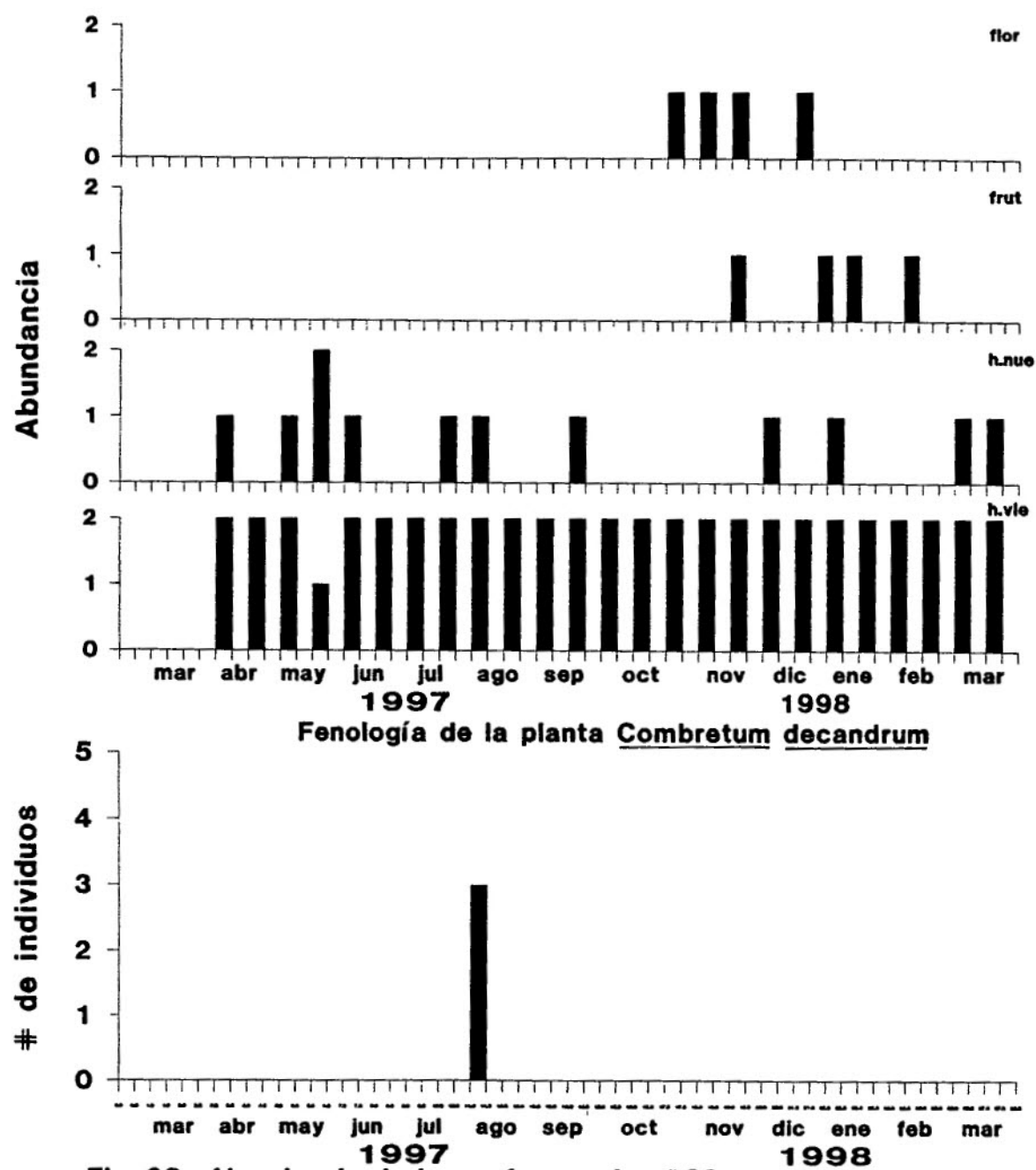


Fig. 38 Abundancia de la morfoespecie #32

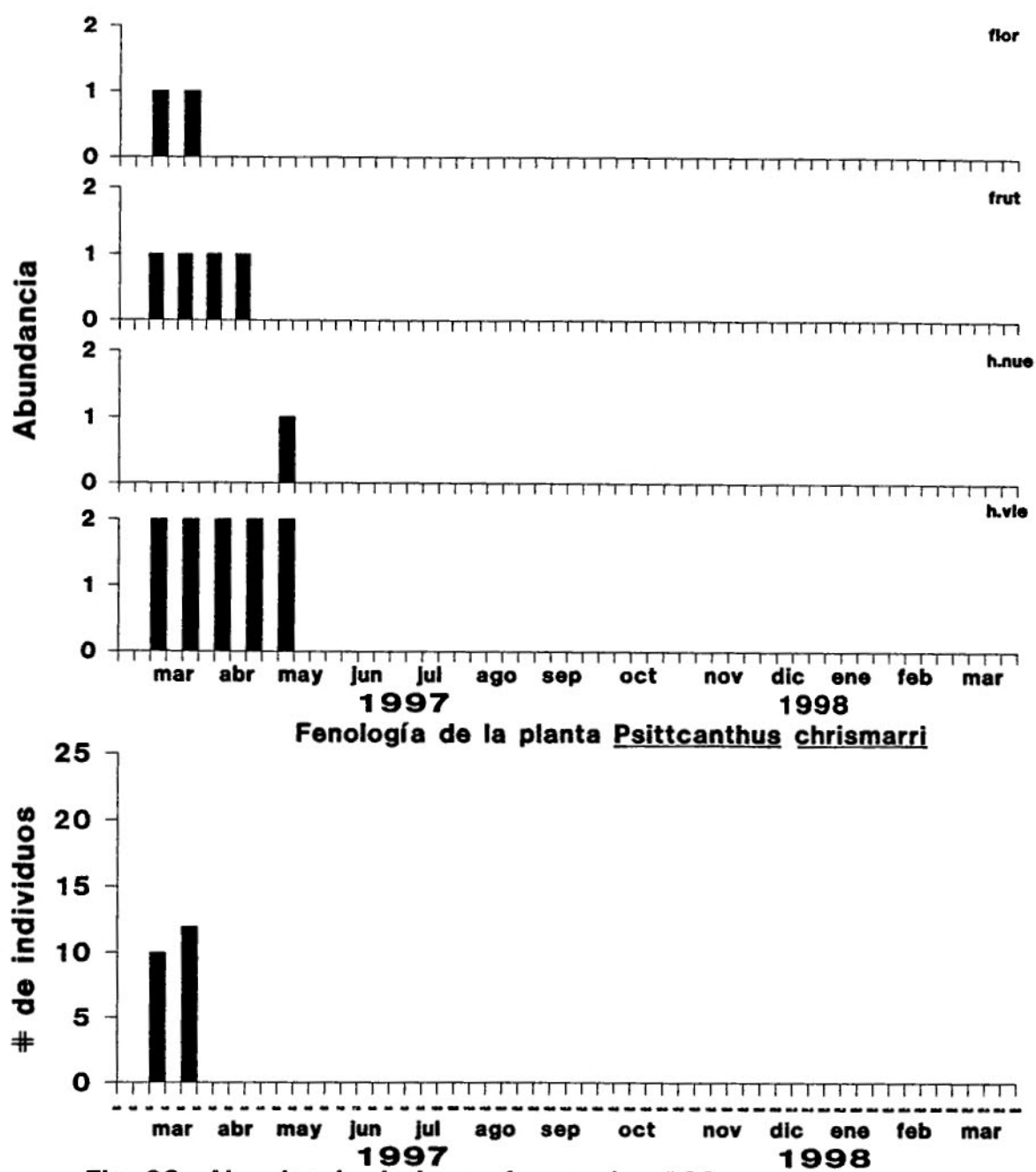


Fig. 39 Abundancia de la morfoespecie #33

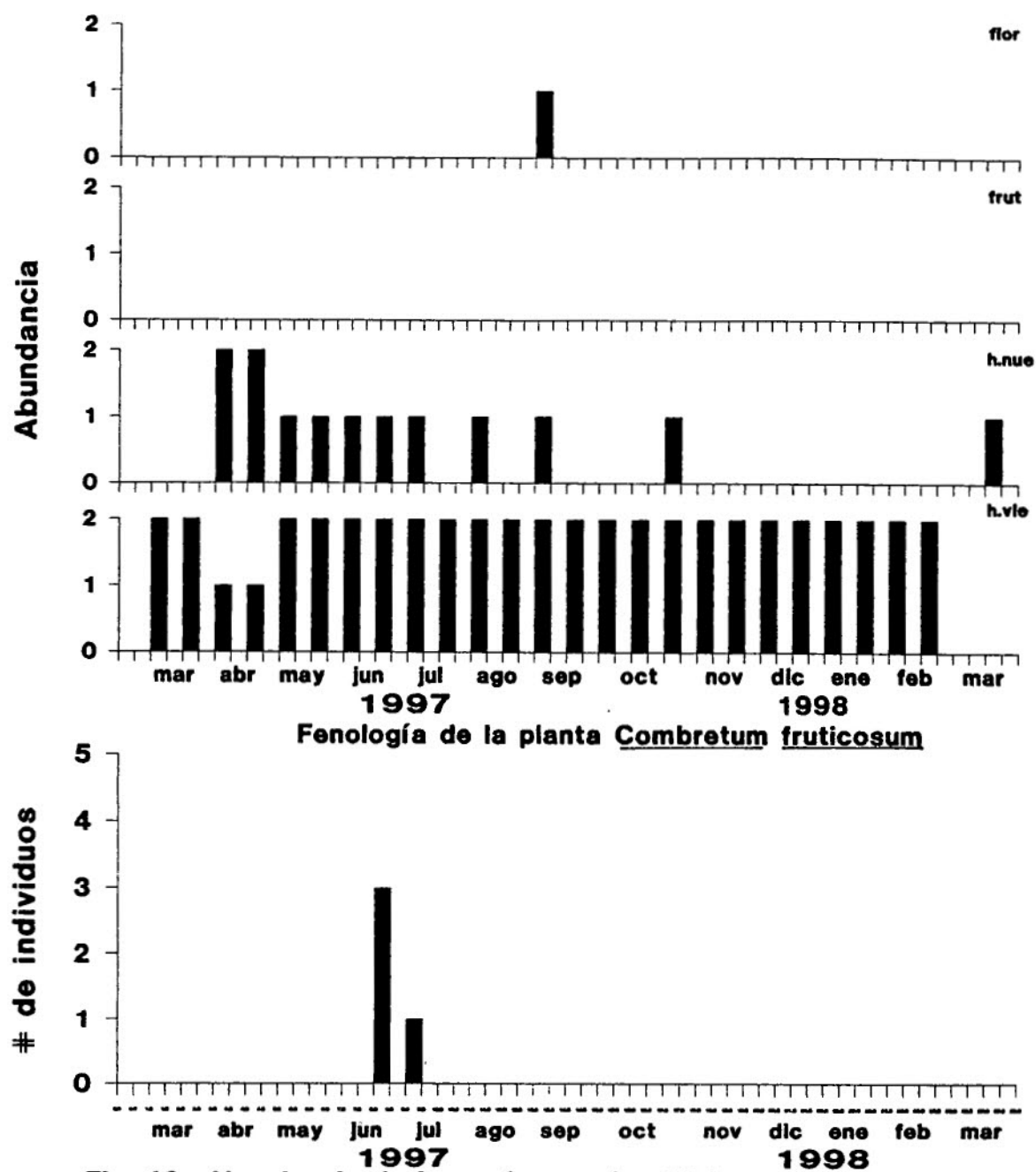


Fig. 40 Abundancia de la morfoespecie #34

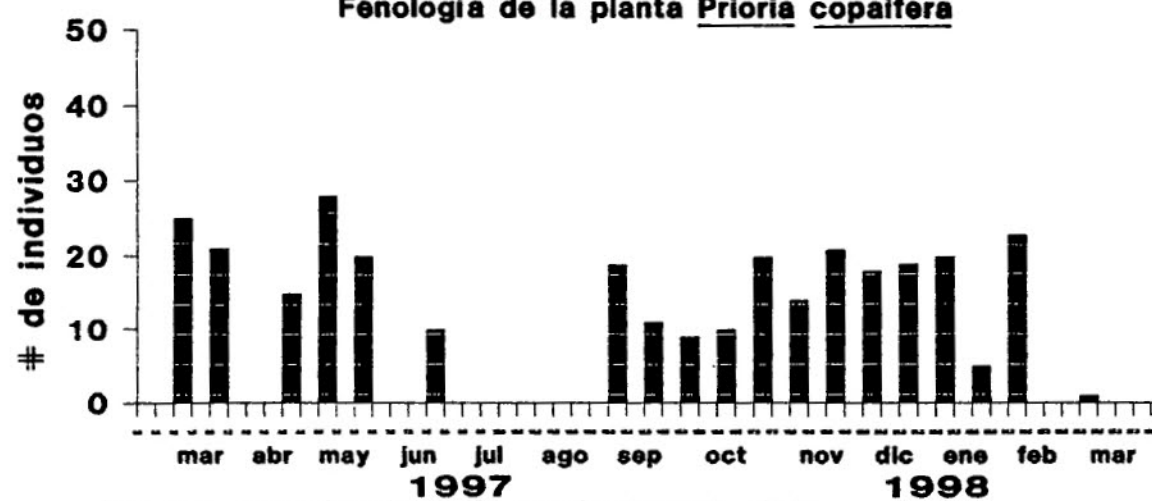
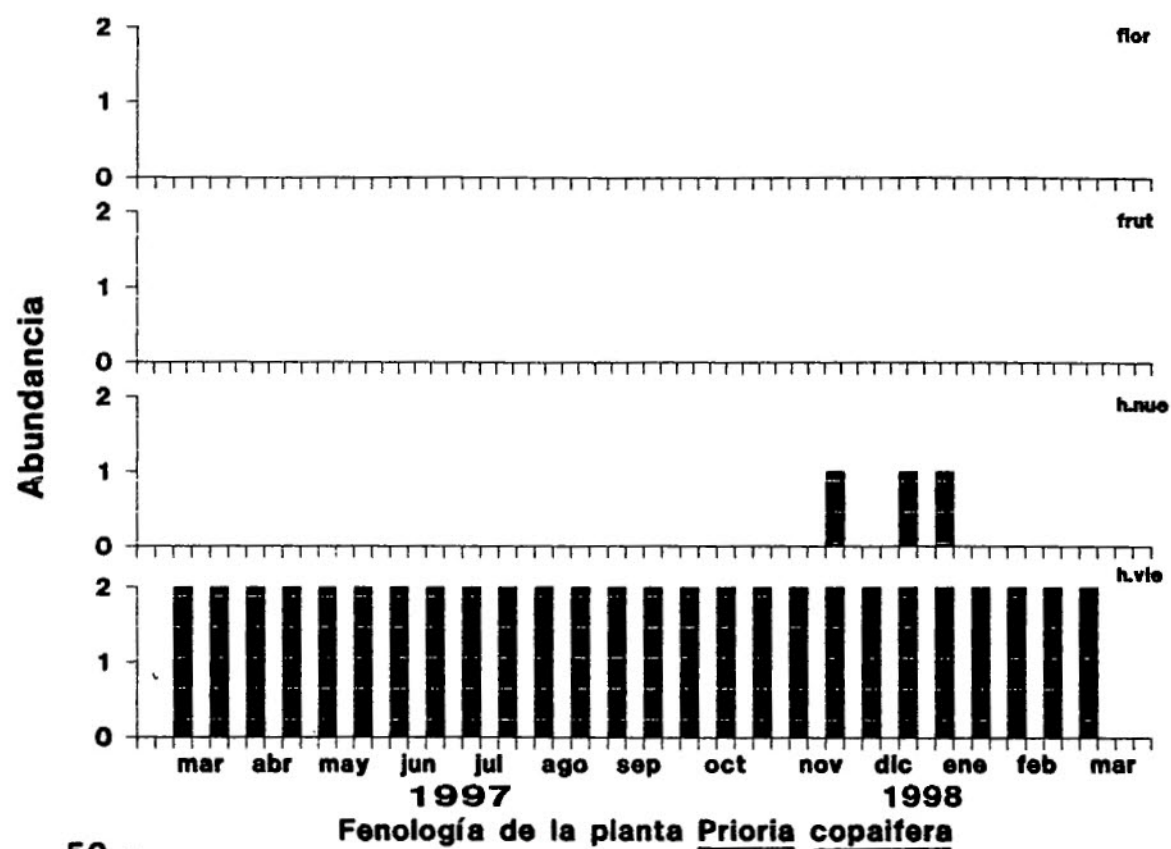


Fig. 41 Abundancia de la morfoespecie #35

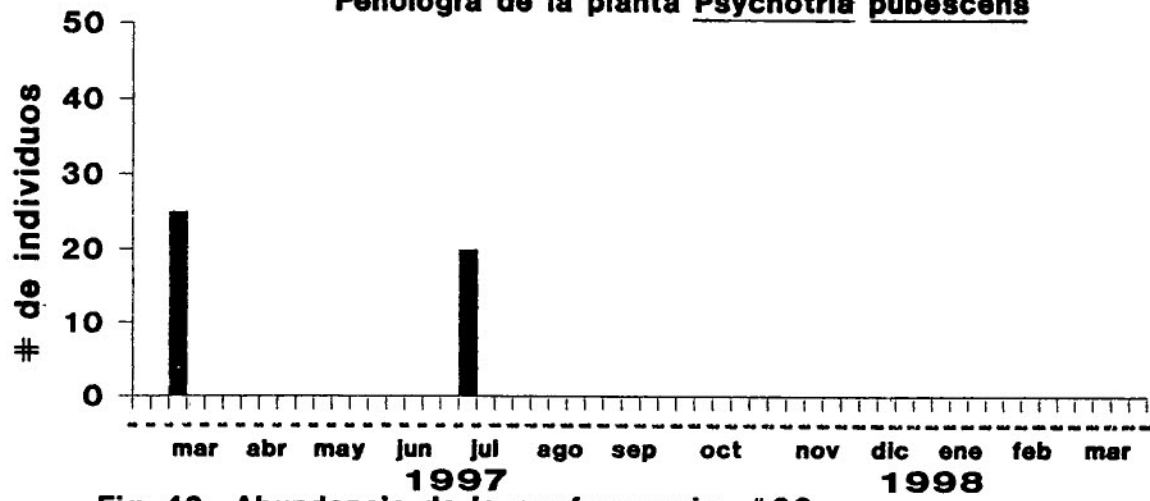
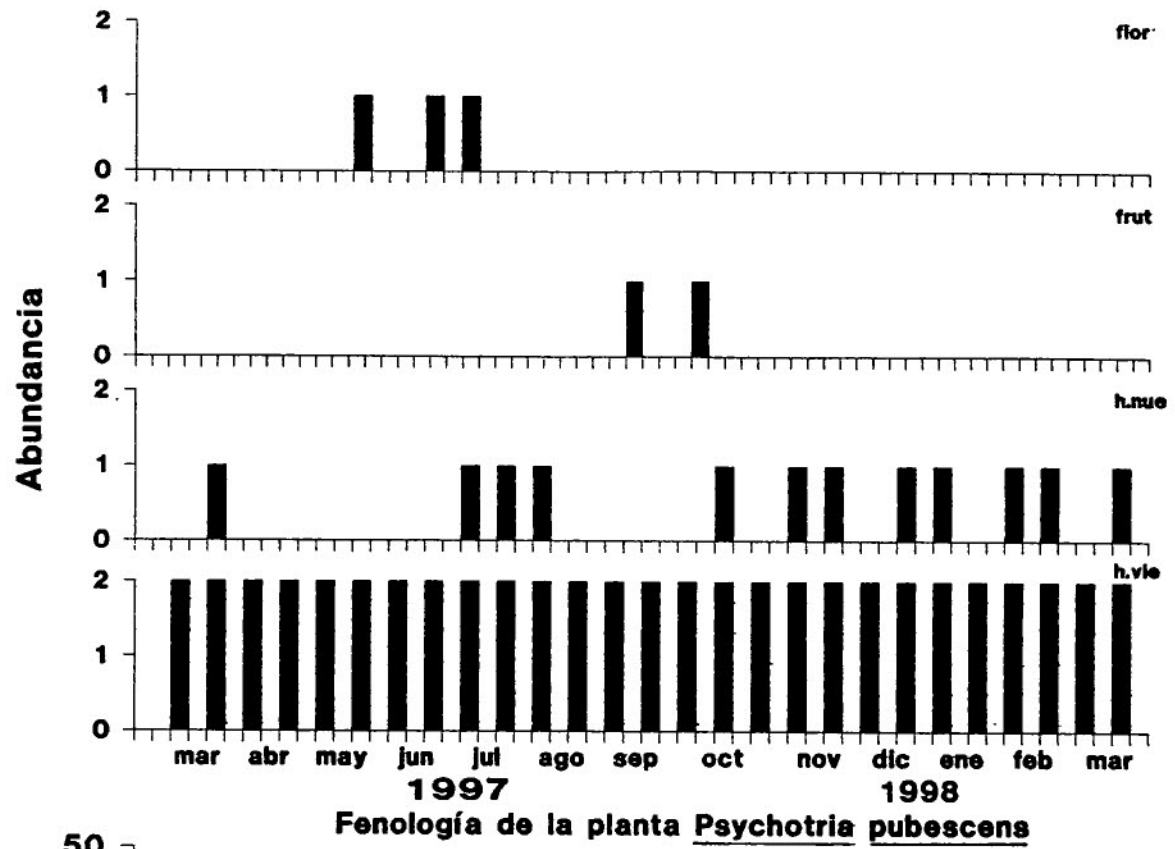
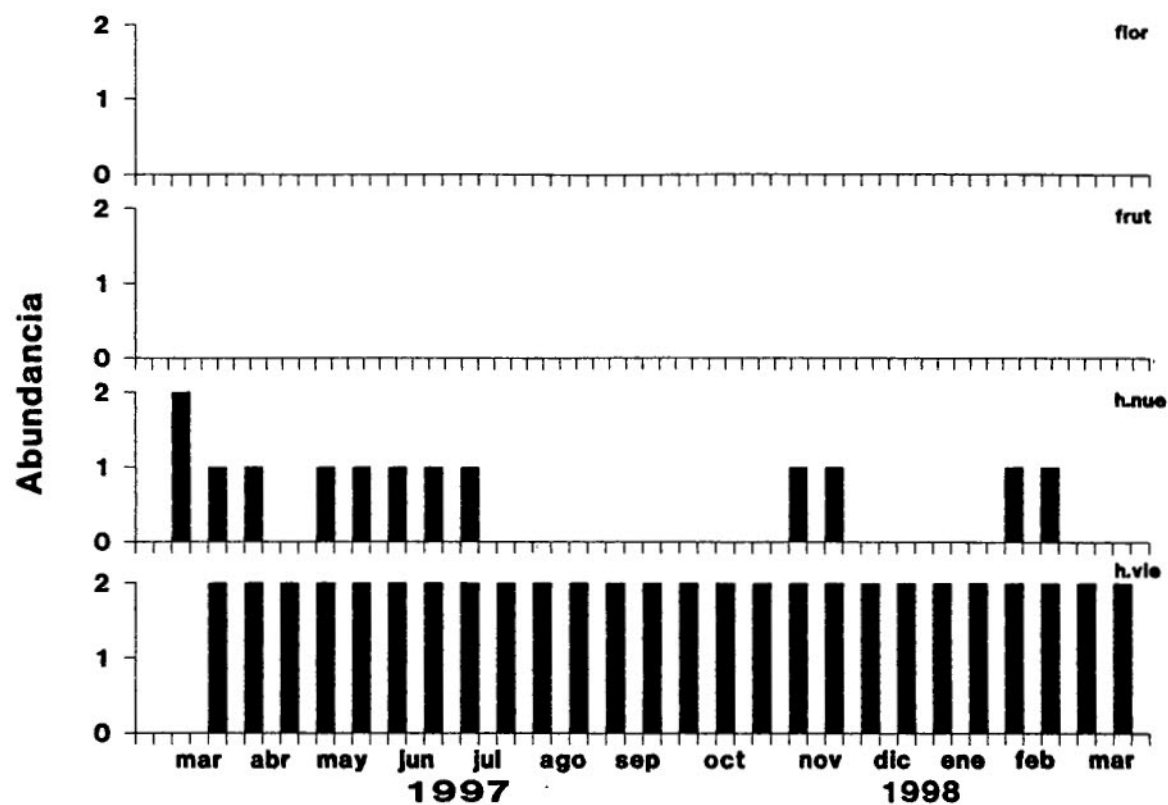


Fig. 42 Abundancia de la morfoespecie #36



Fenología de la planta Lacistema aggregatum

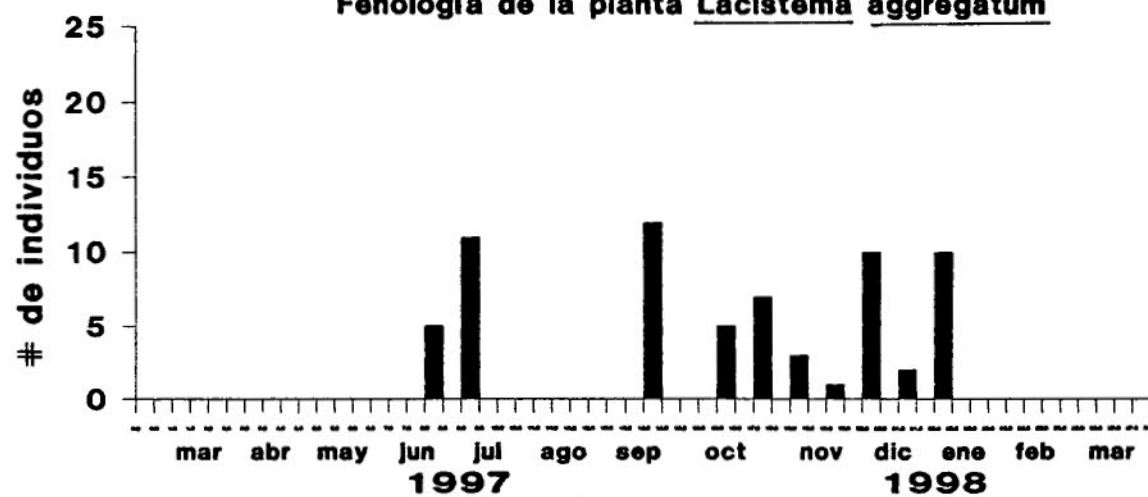
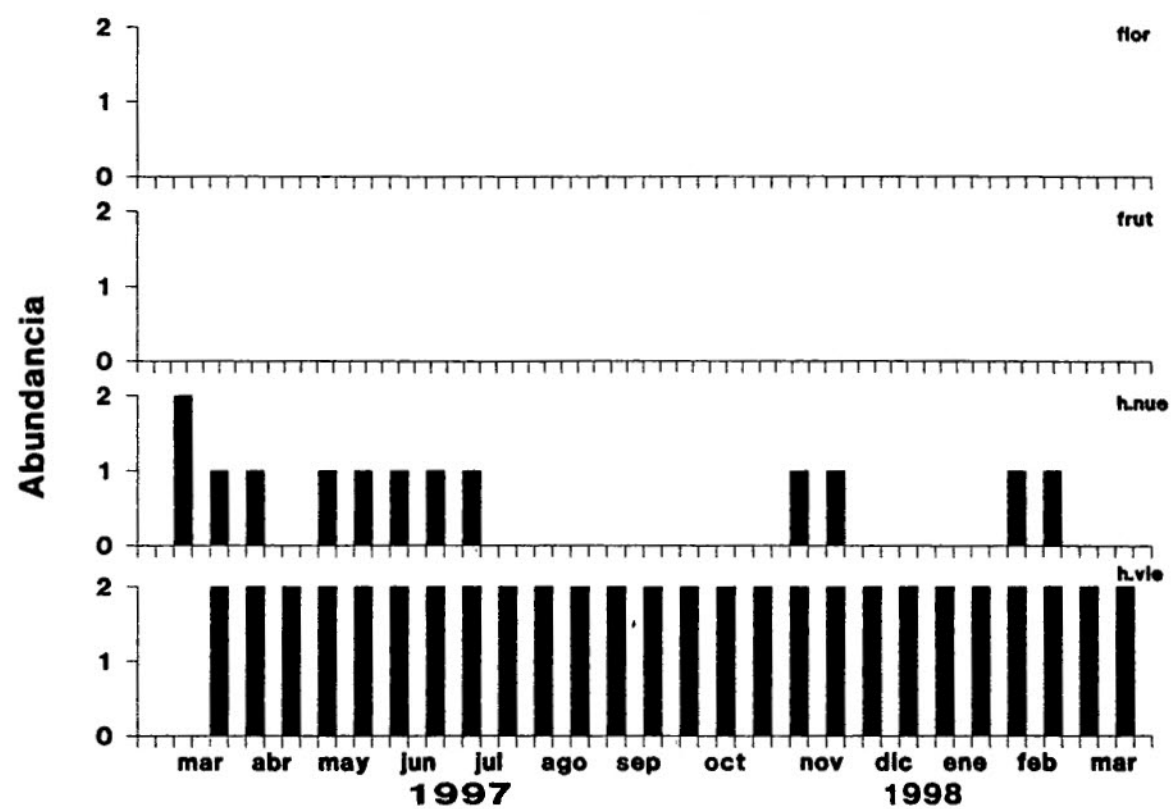


Fig. 43 Abundancia de la morfoespecie #37



Fenología de la planta Lacistema aggregatum

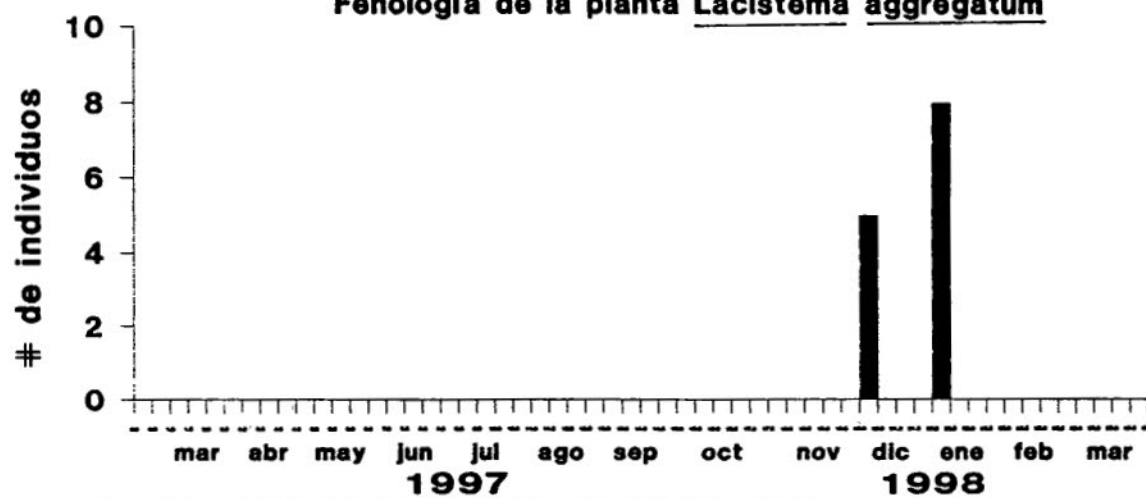


Fig. 44 Abundancia de la morfoespecie #38



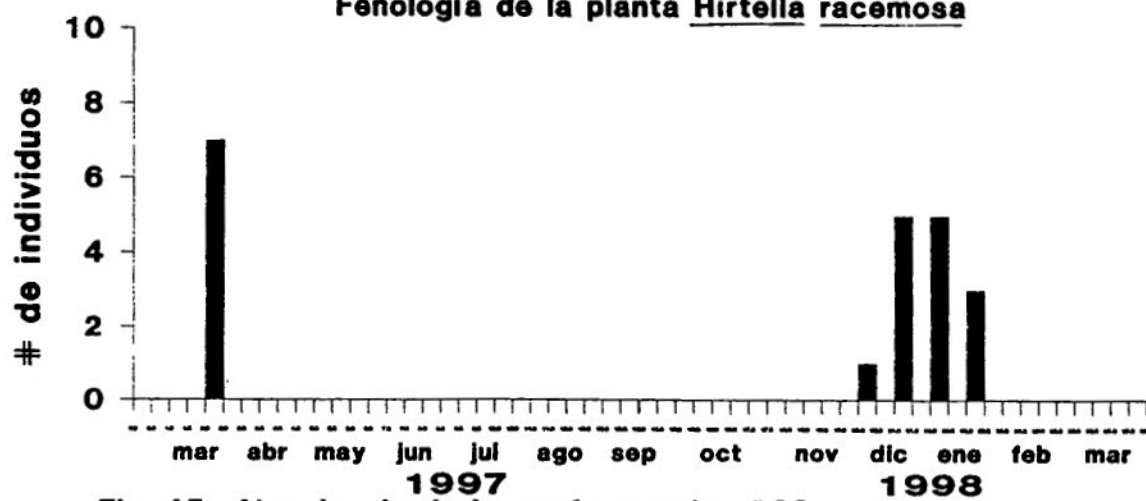
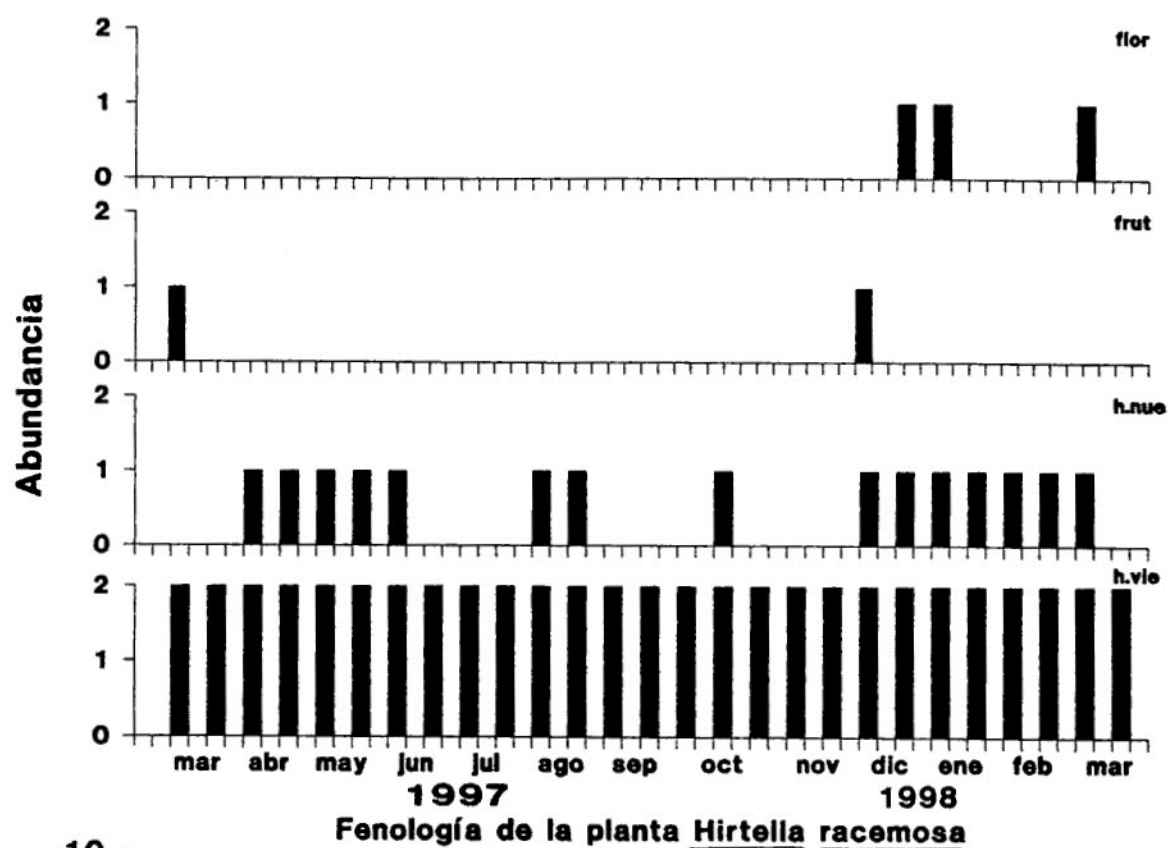
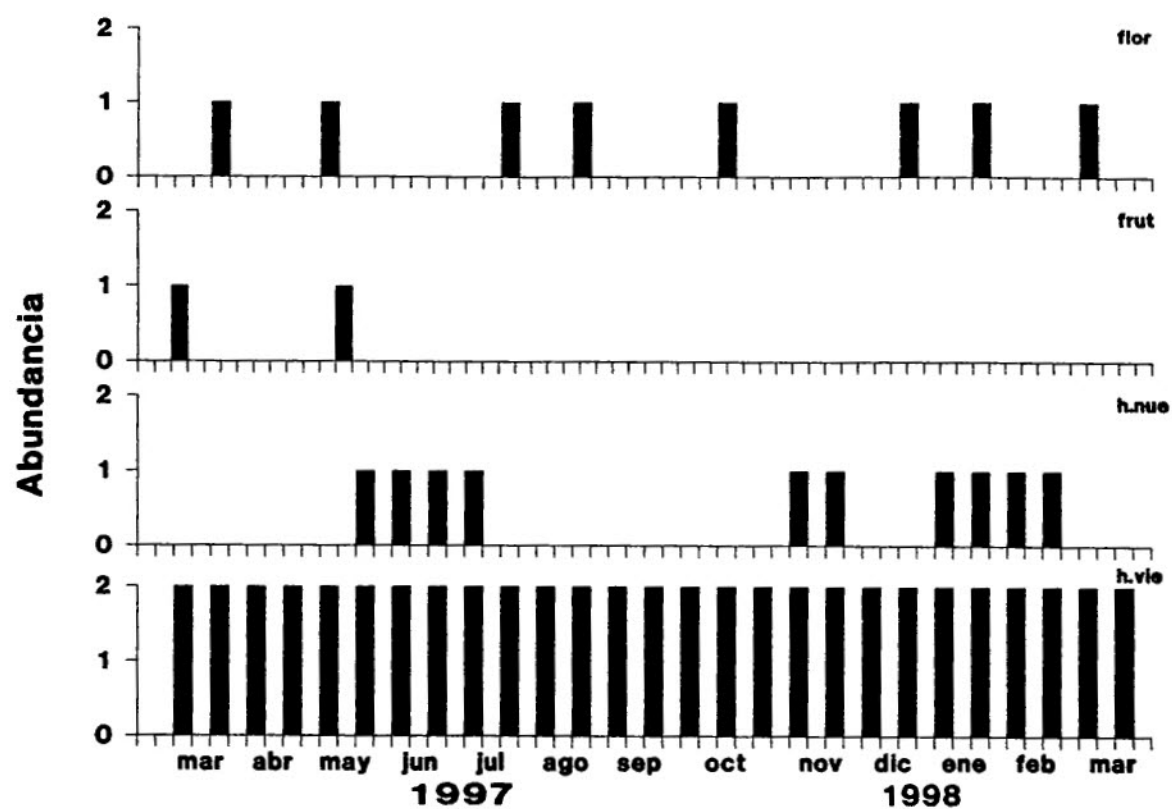


Fig. 45 Abundancia de la morfoespecie #39



Fenología de la planta Piper aequale

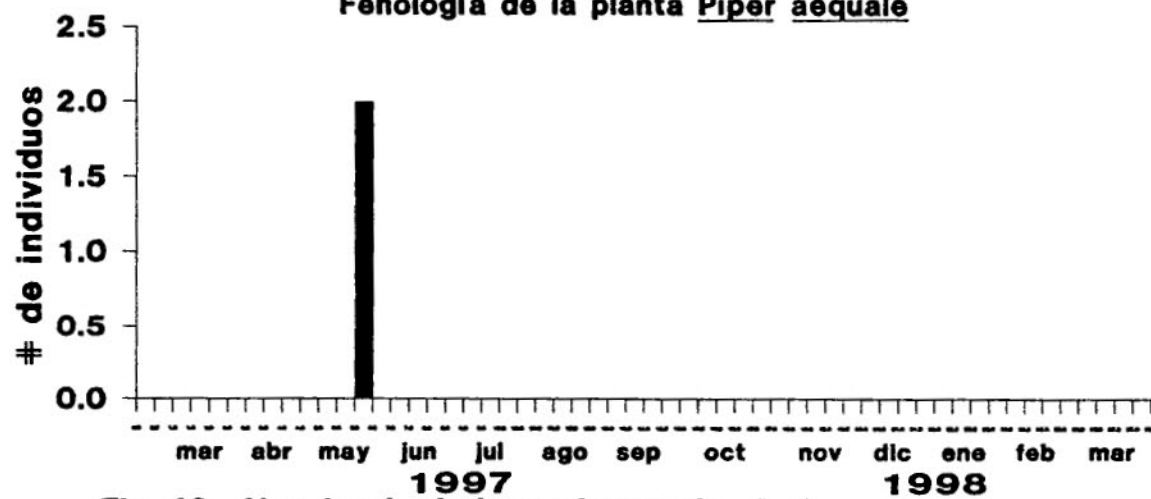
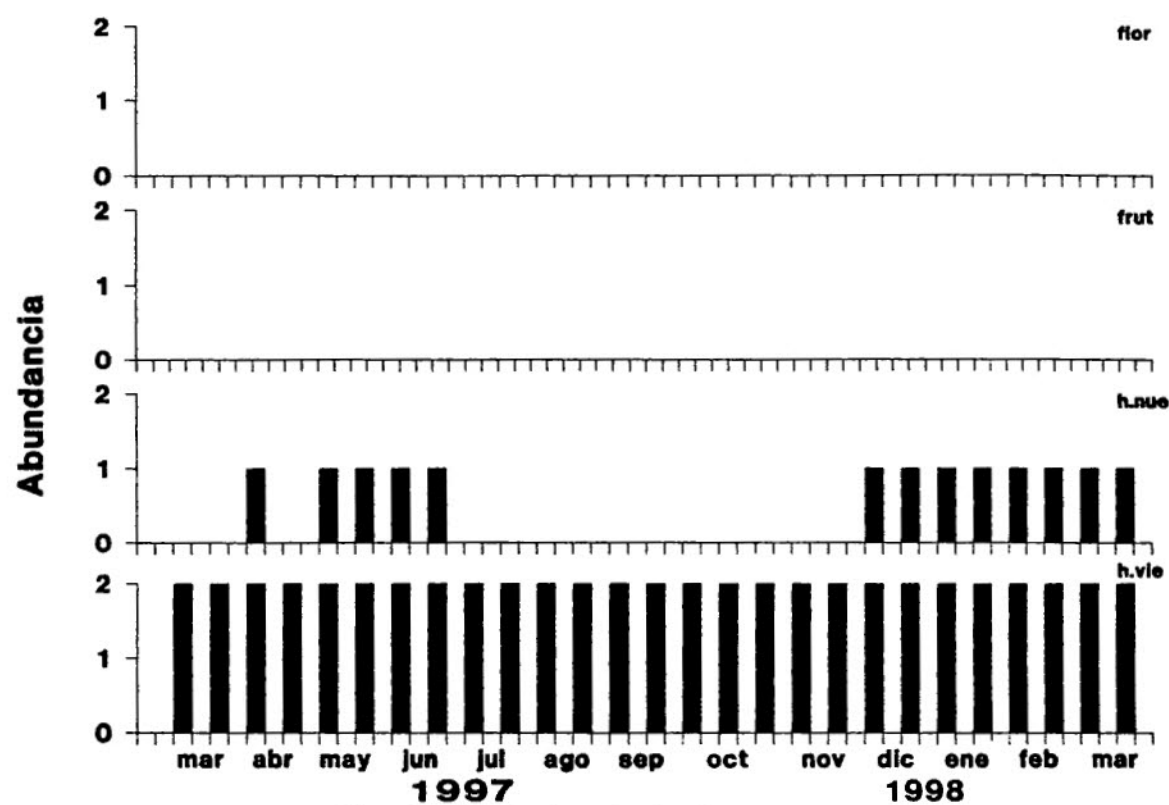


Fig. 46 Abundancia de la morfoespecie #40



Fenología de la planta *Inga* sp

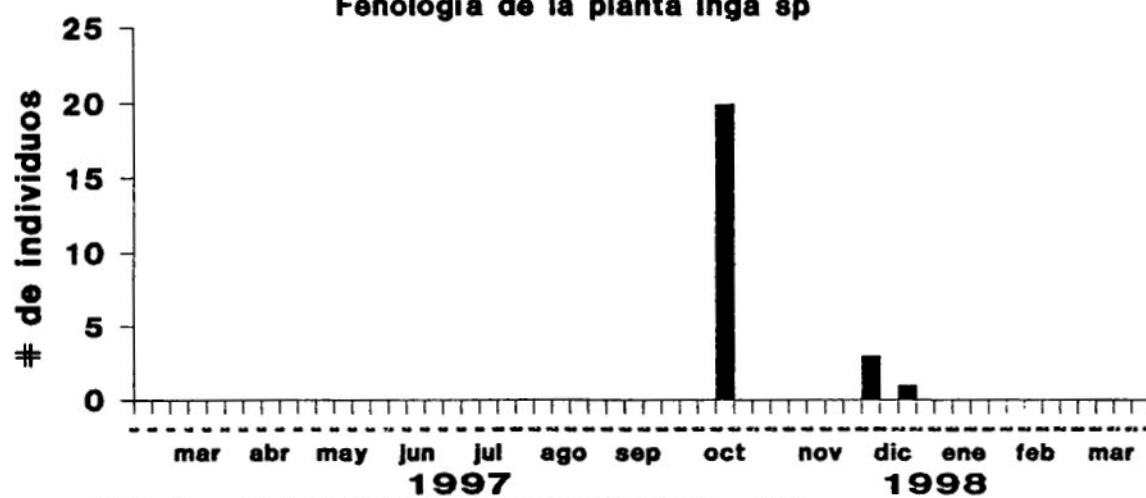
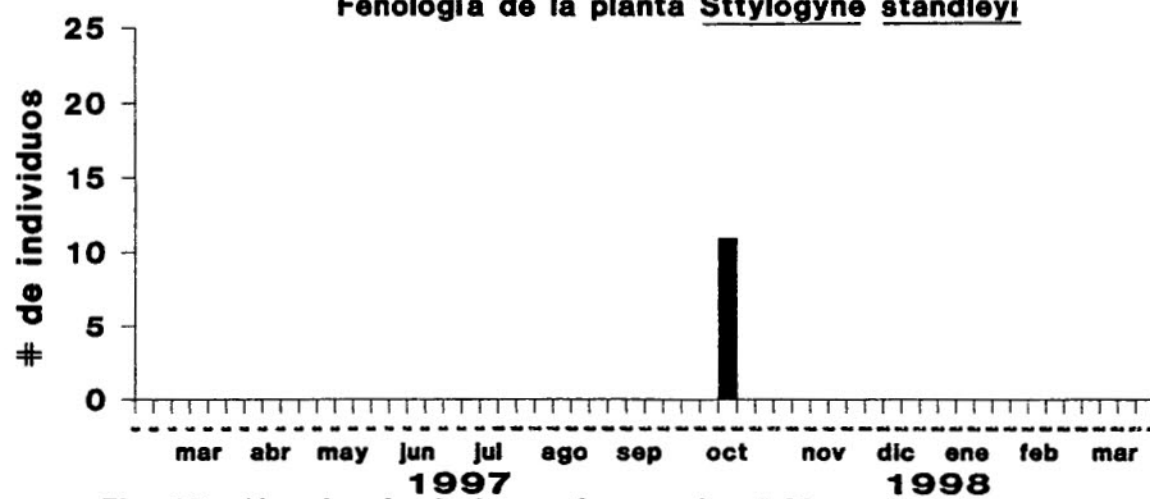
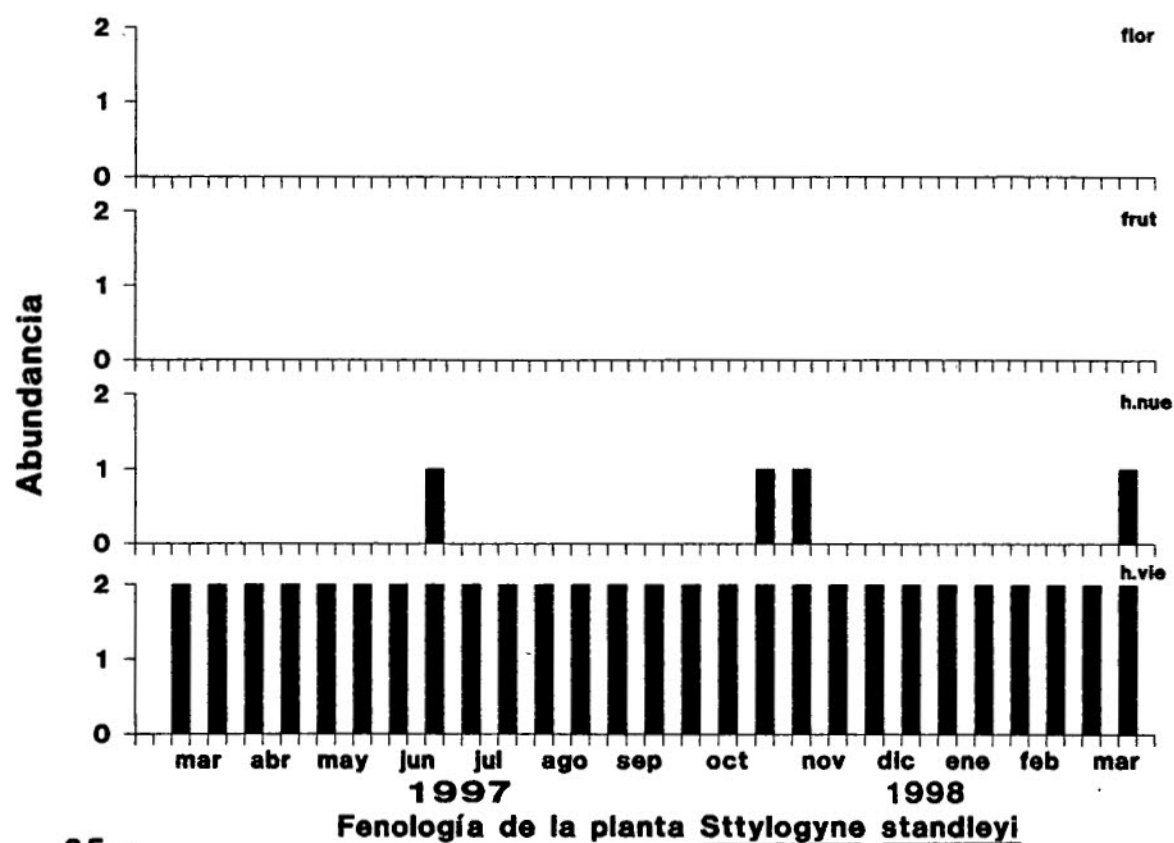
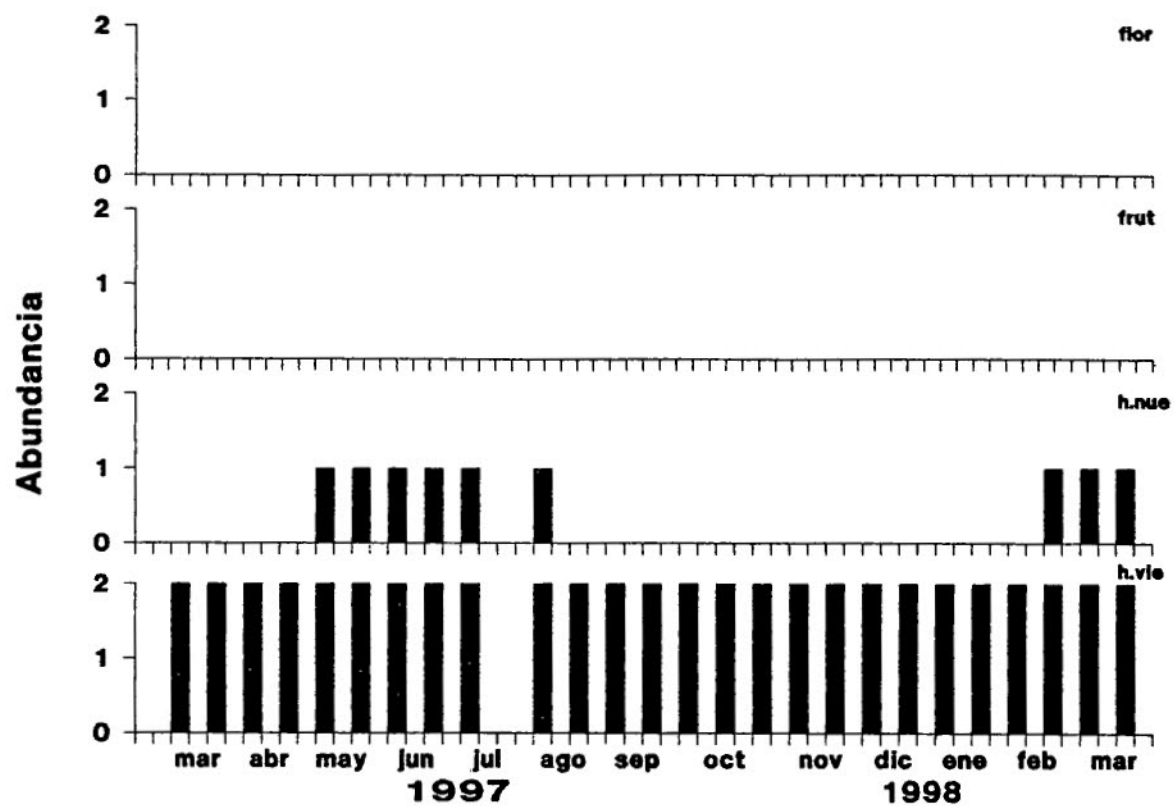


Fig. 47 Abundancia de la morfoespecie #41



**Fig. 48 Abundancia de la morfoespecie #42**



Fenología de la planta Serjania mexicana

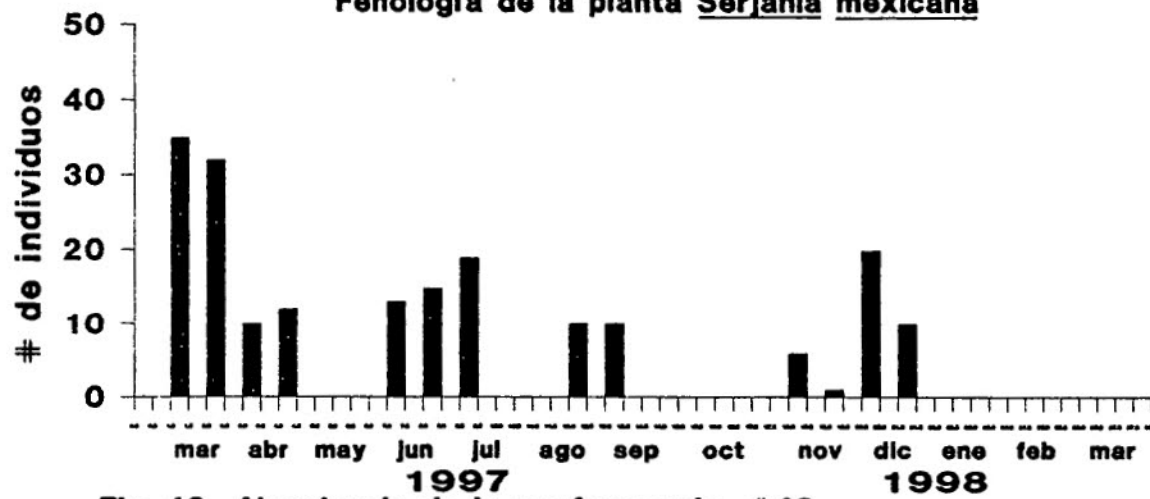
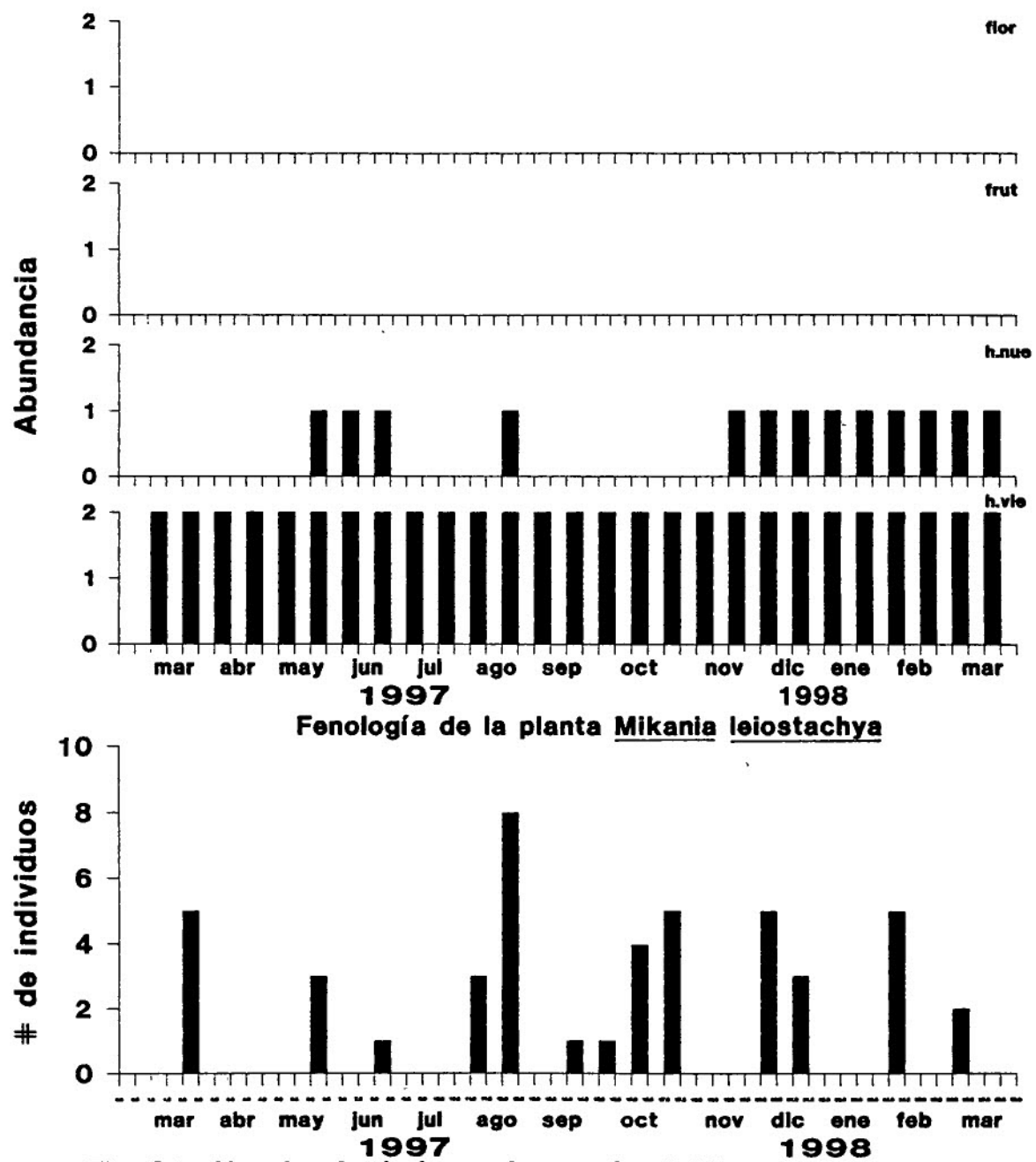


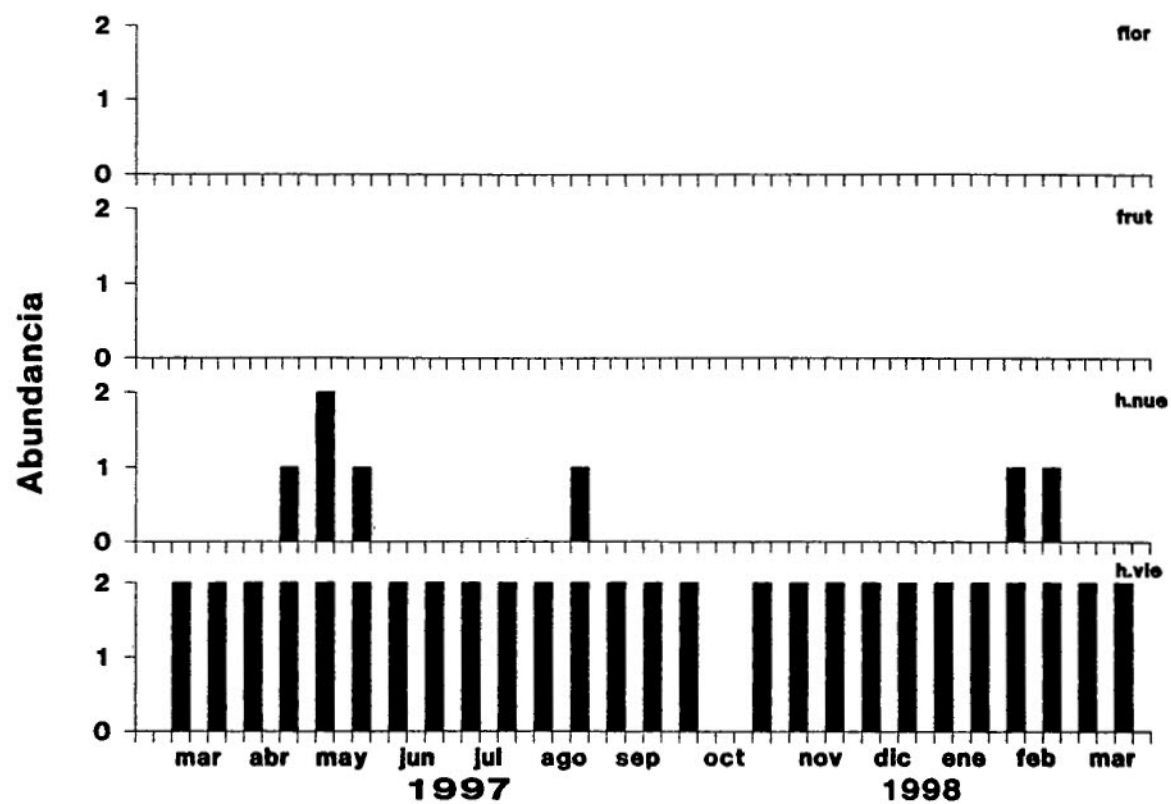
Fig. 49 Abundancia de la morfoespecie #43



**Fig. 51 Abundancia de la morfoespecie #44**







Fenología de la planta Cydista sp.

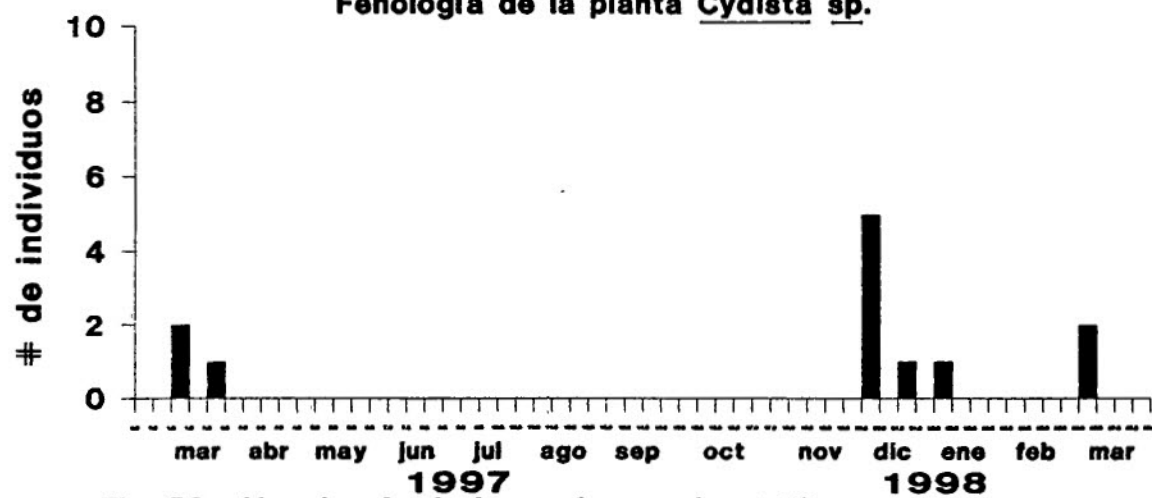
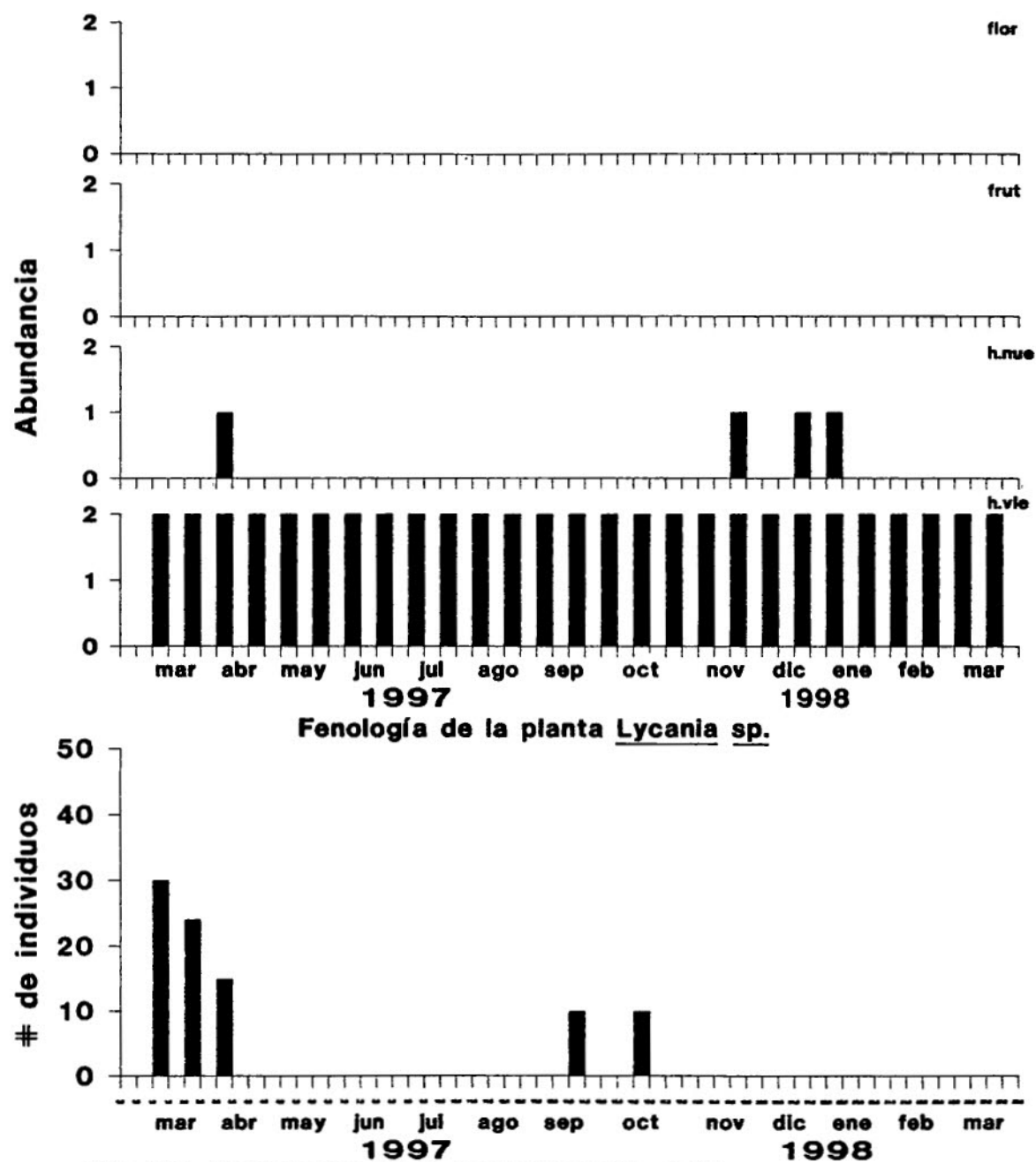
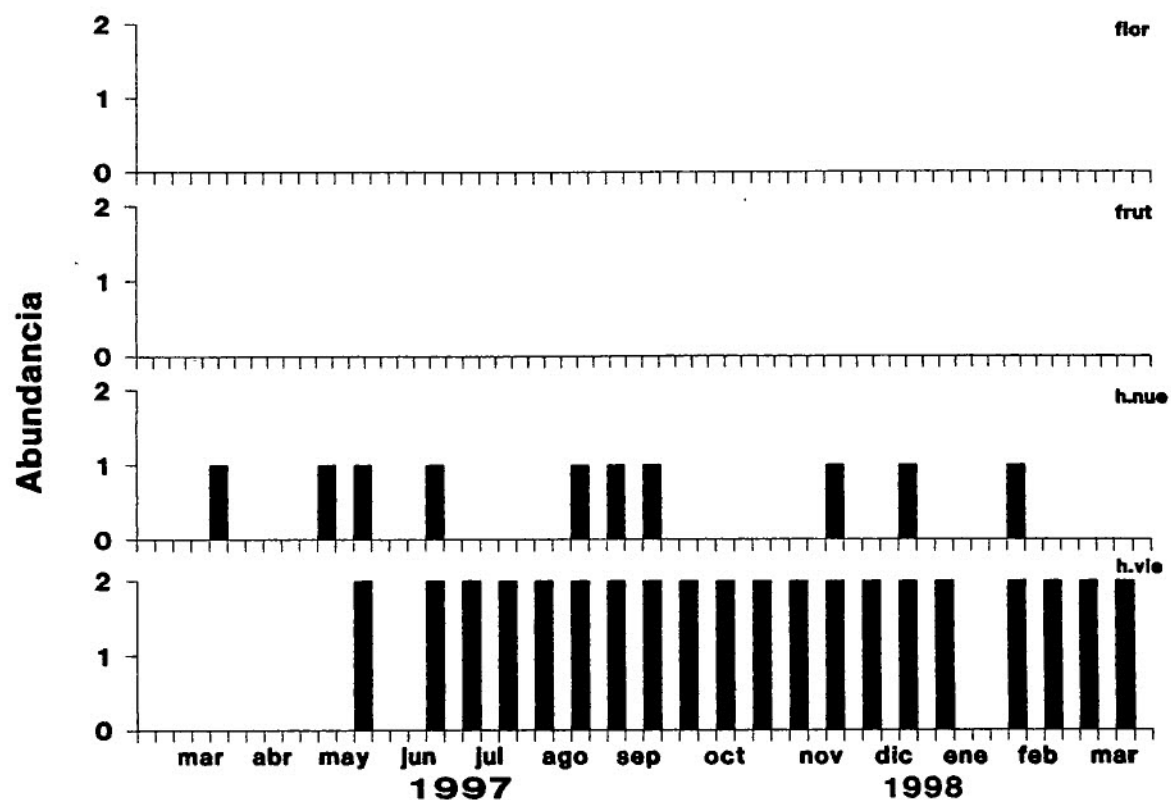


Fig. 52 Abundancia de la morfoespecie #46



**Fig. 53 Abundancia de la morfoespecie #47**



Fenología de la planta Phryganocyda corymbosa.

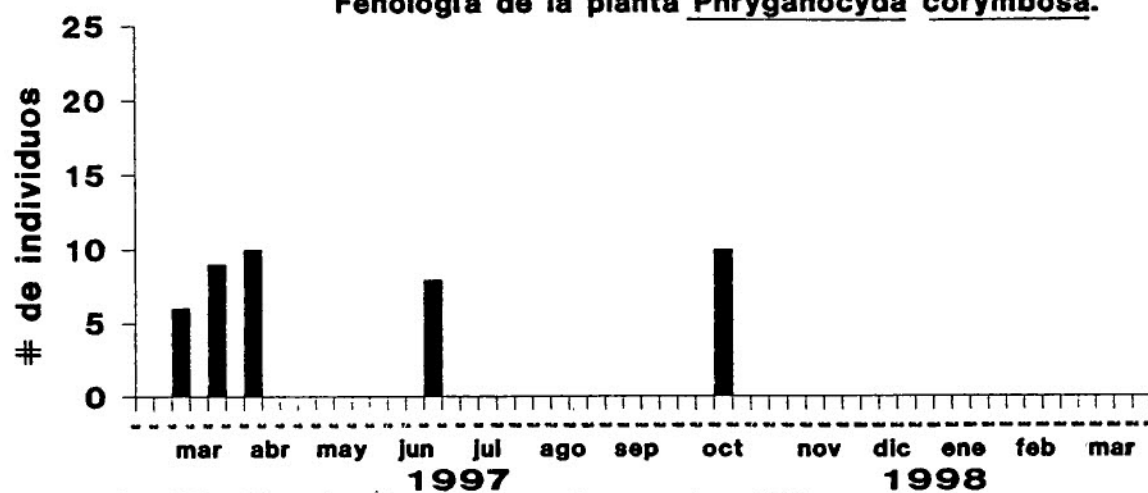


Fig. 56 Abundancia de la morfoespecie #48

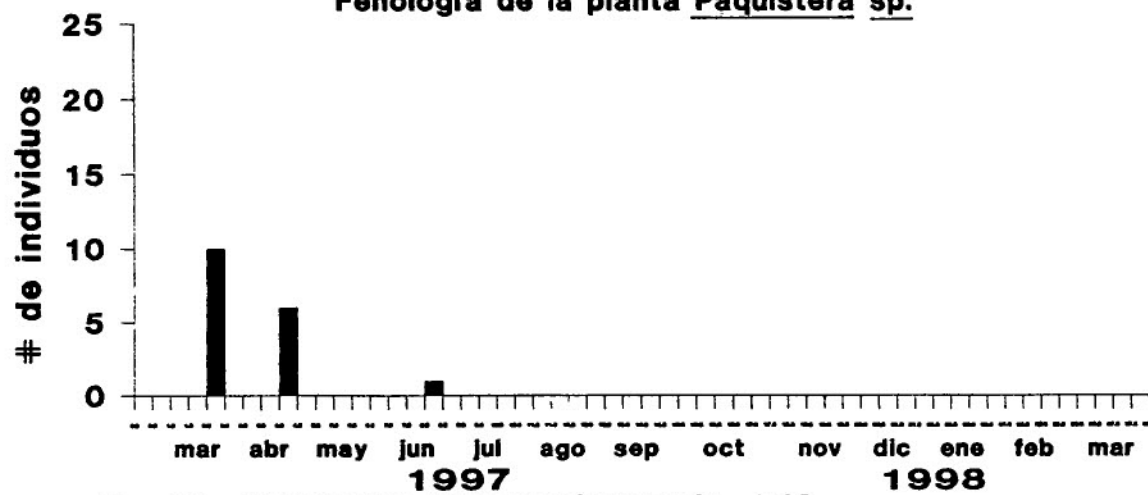
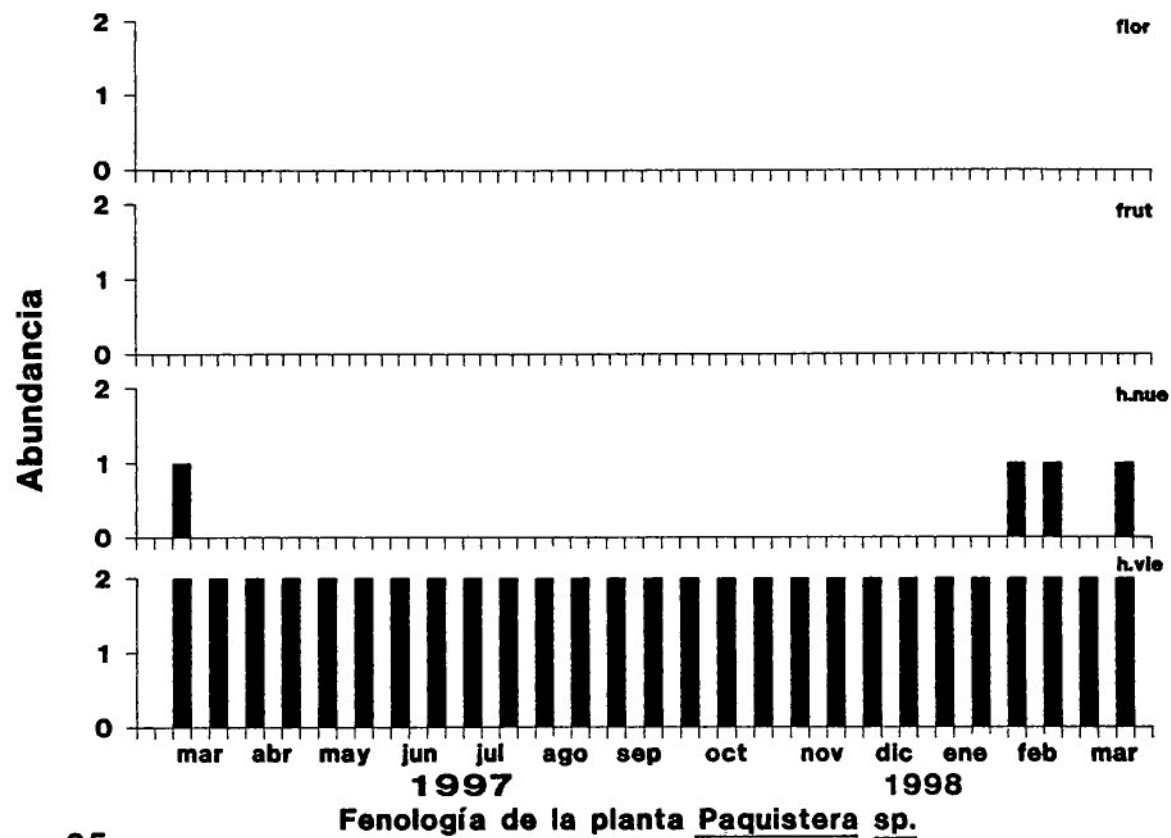


Fig. 54 Abundancia de la morfoespecie #49

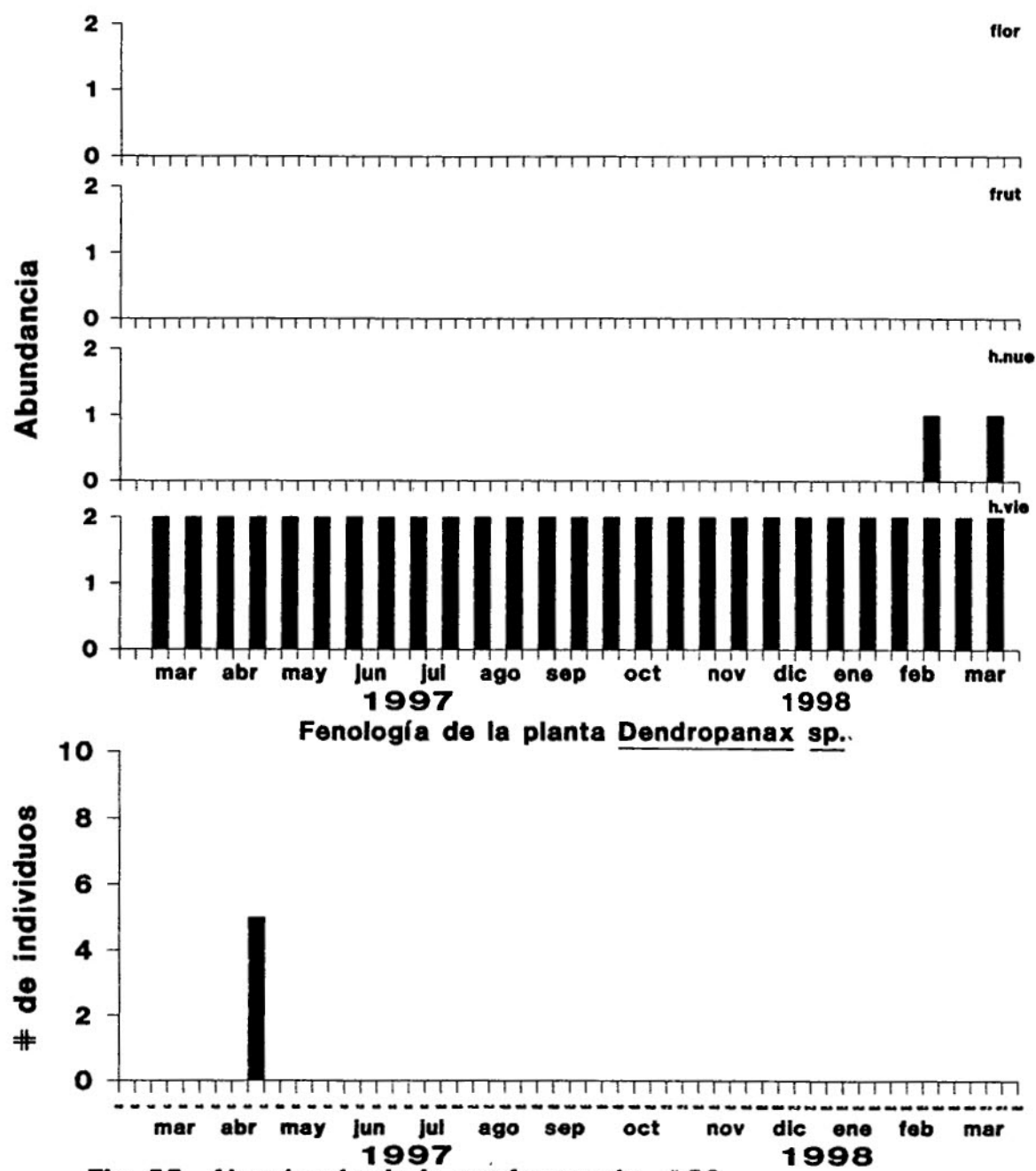


Fig. 55 Abundancia de la morfoespecie #50

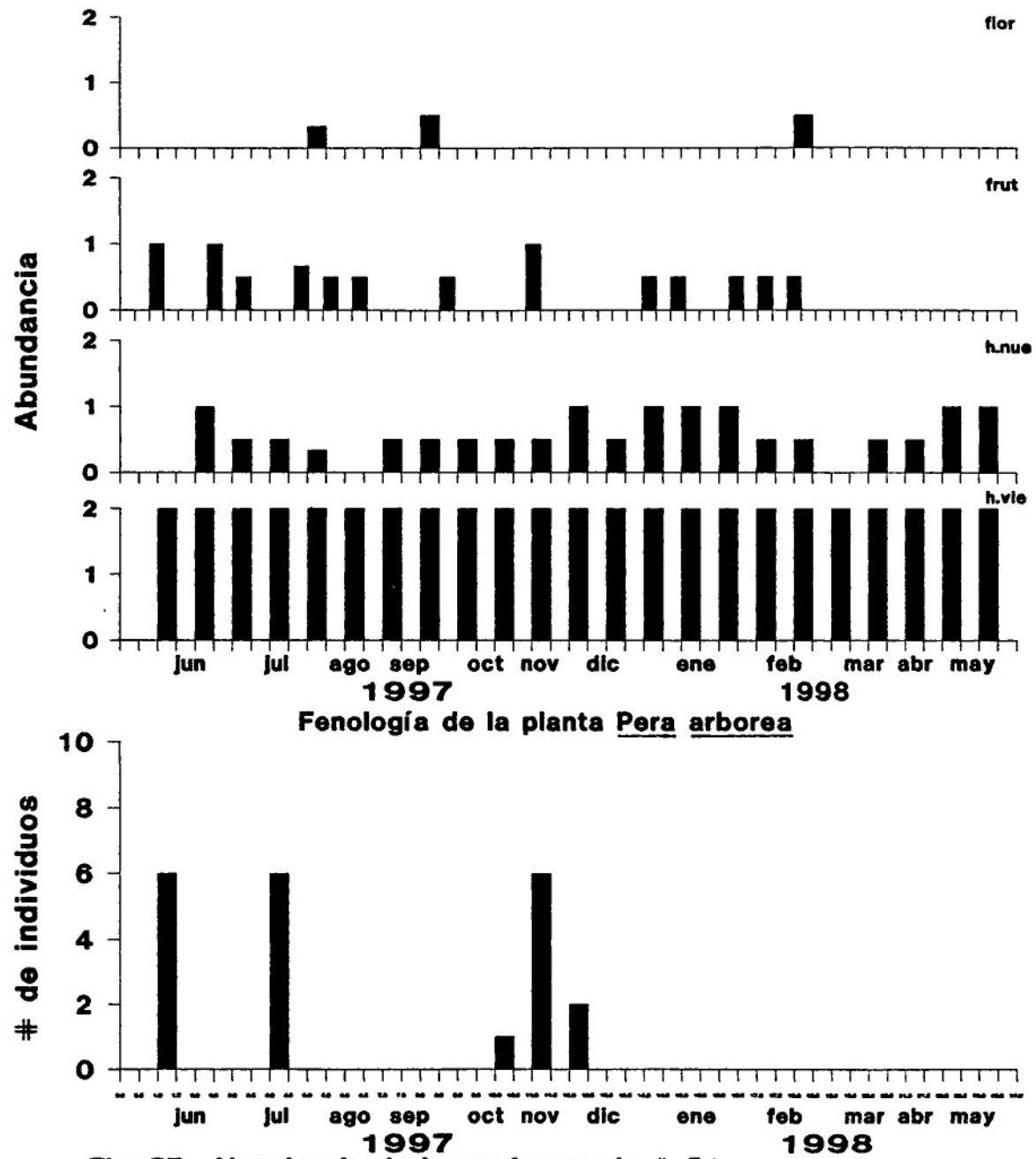
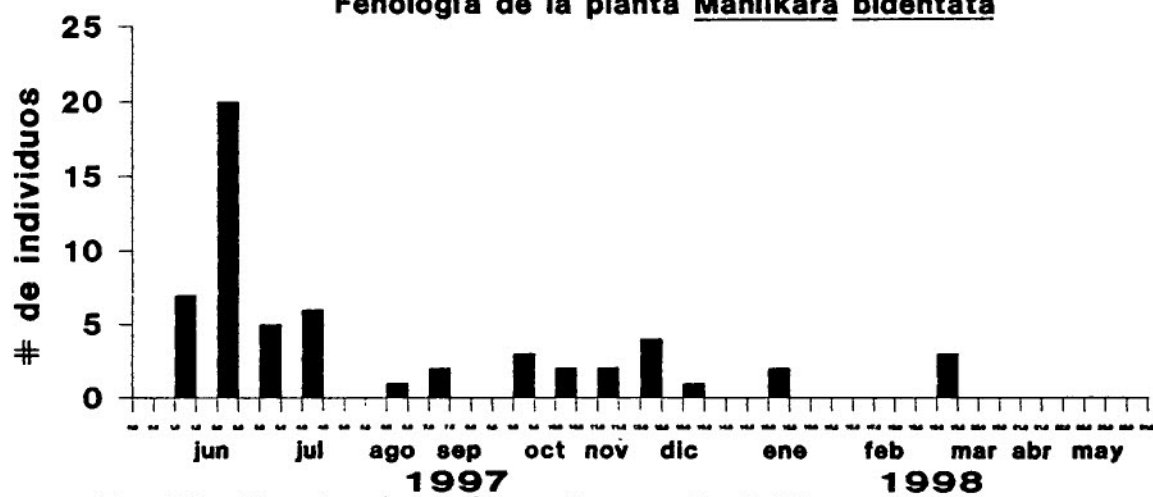
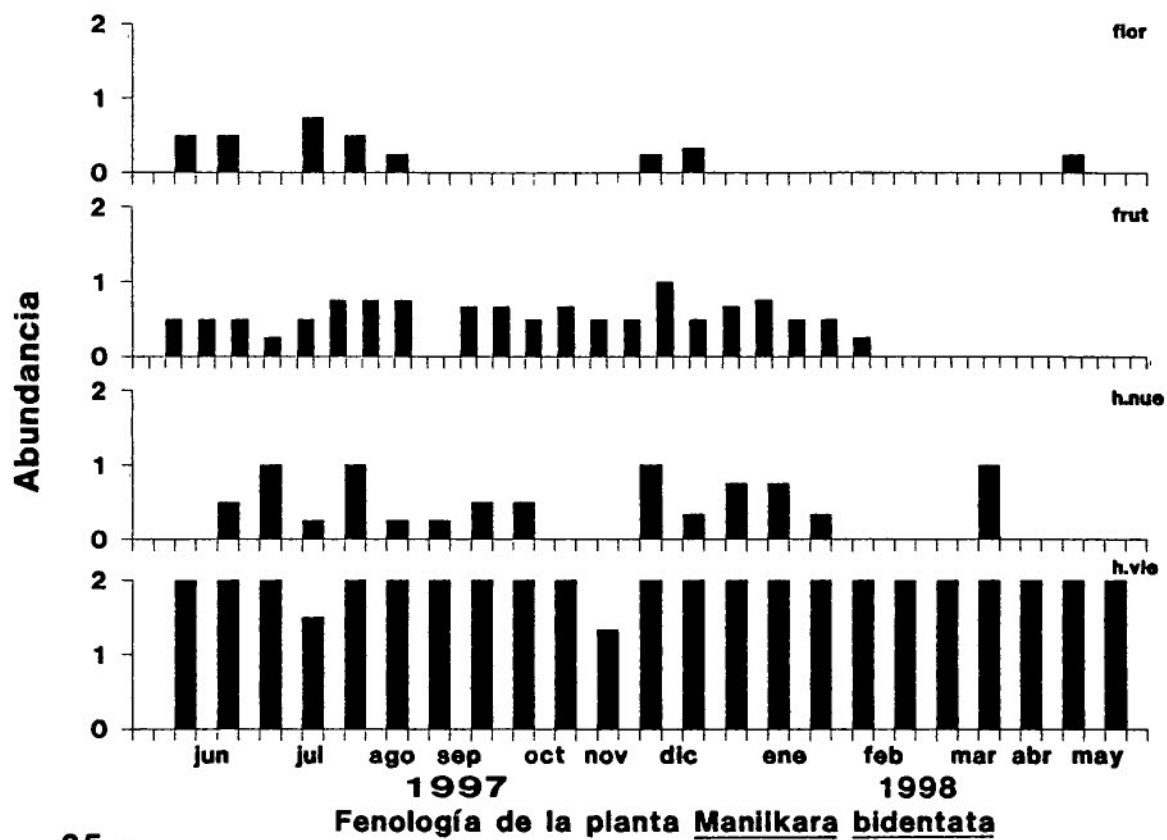


Fig. 57 Abundancia de la morfoespecie # 51



**Fig. 58 Abundancia de la morfoespecie # 52**



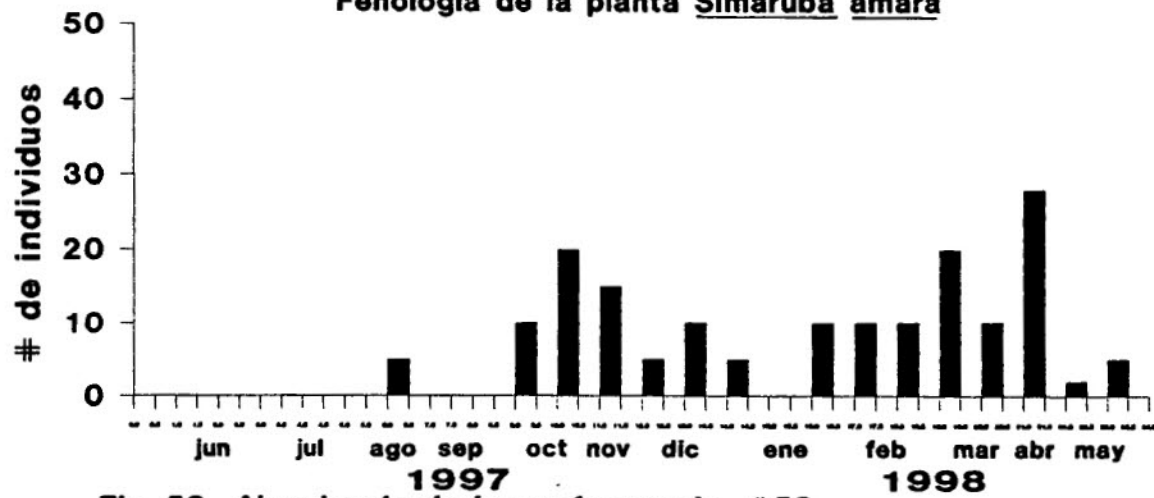
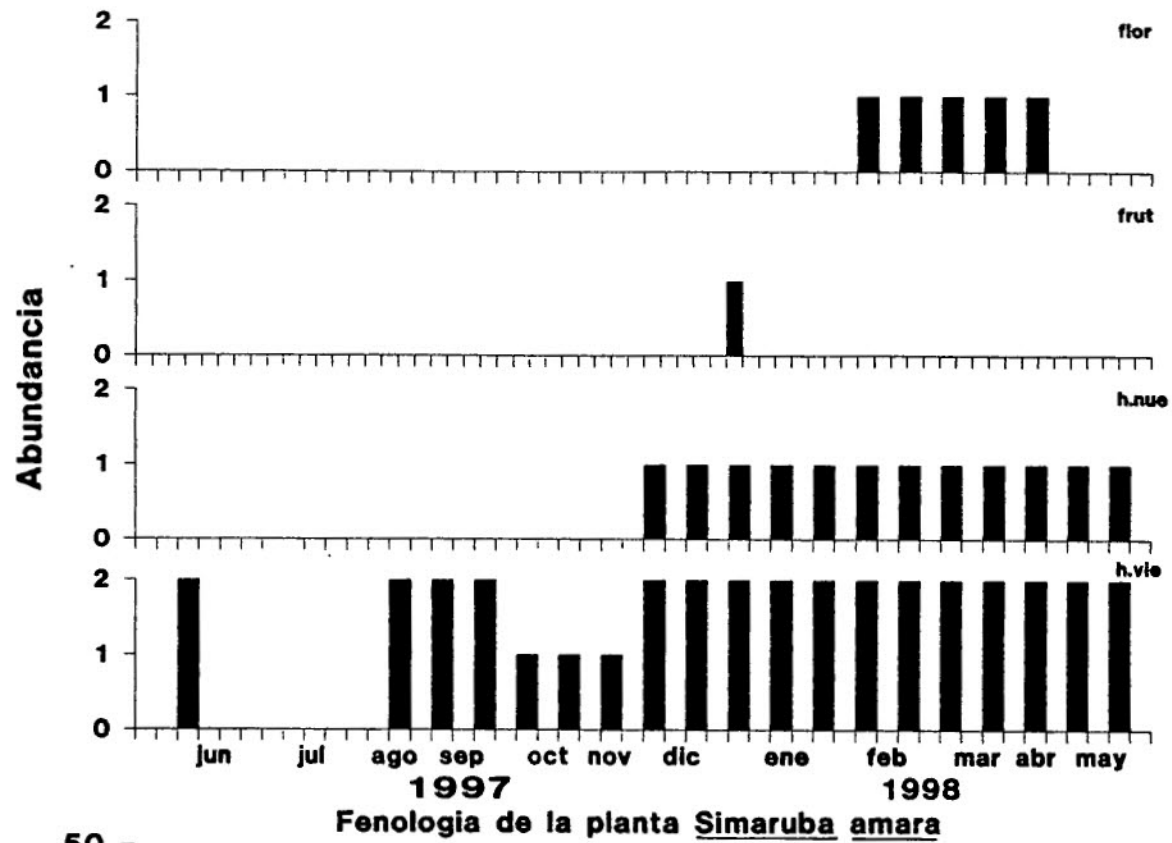


Fig. 59 Abundancia de la morfoespecie #53



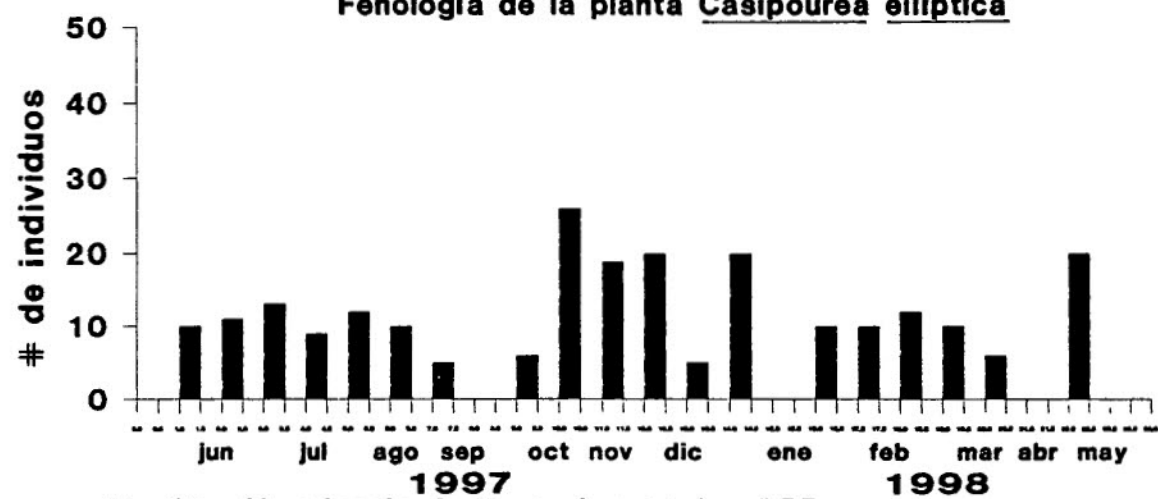
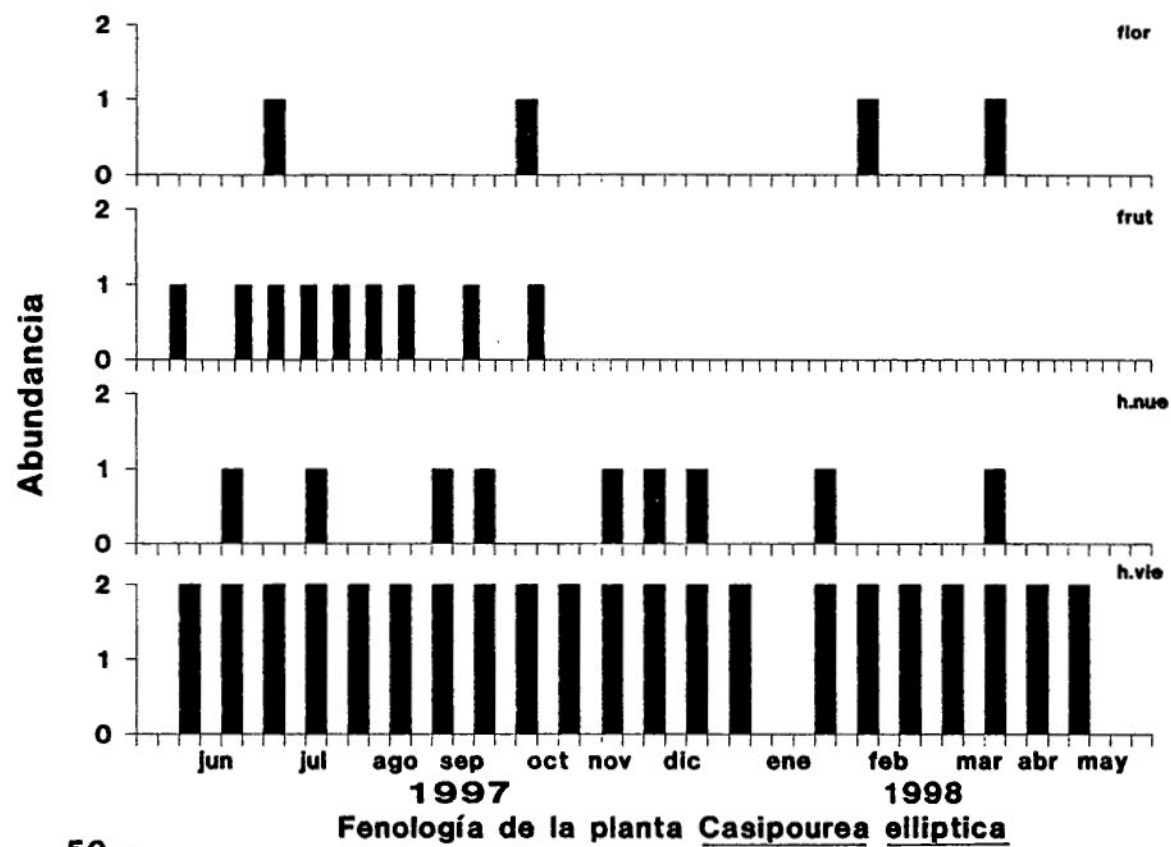


Fig. 61 Abundancia de la morfoespecie #55

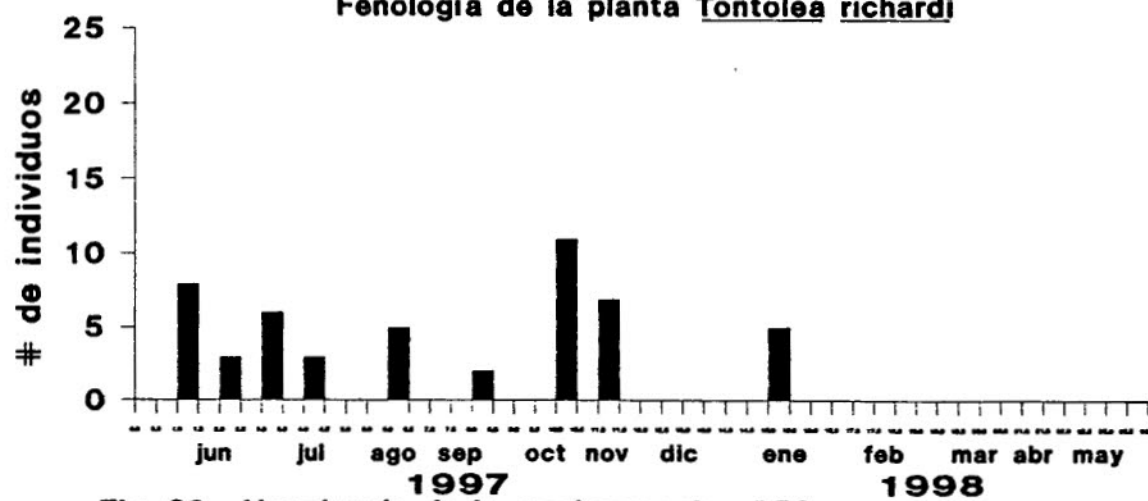
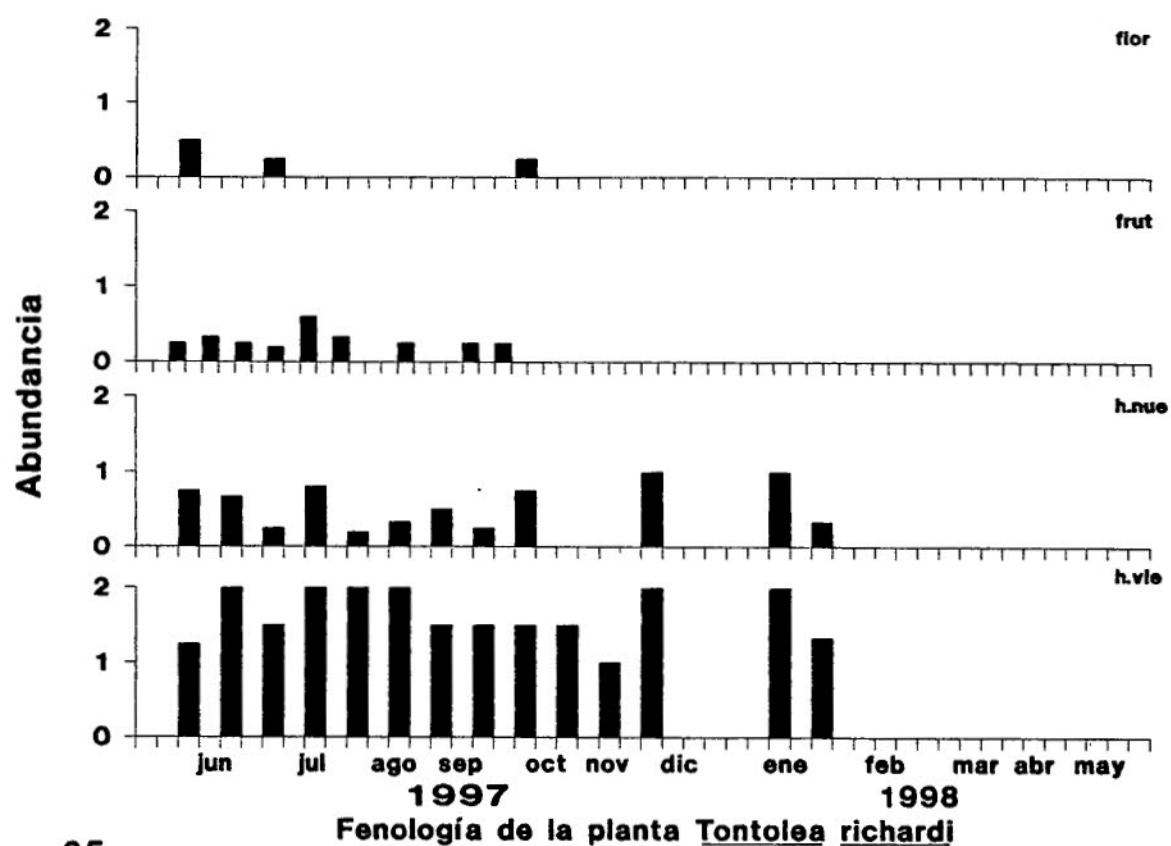
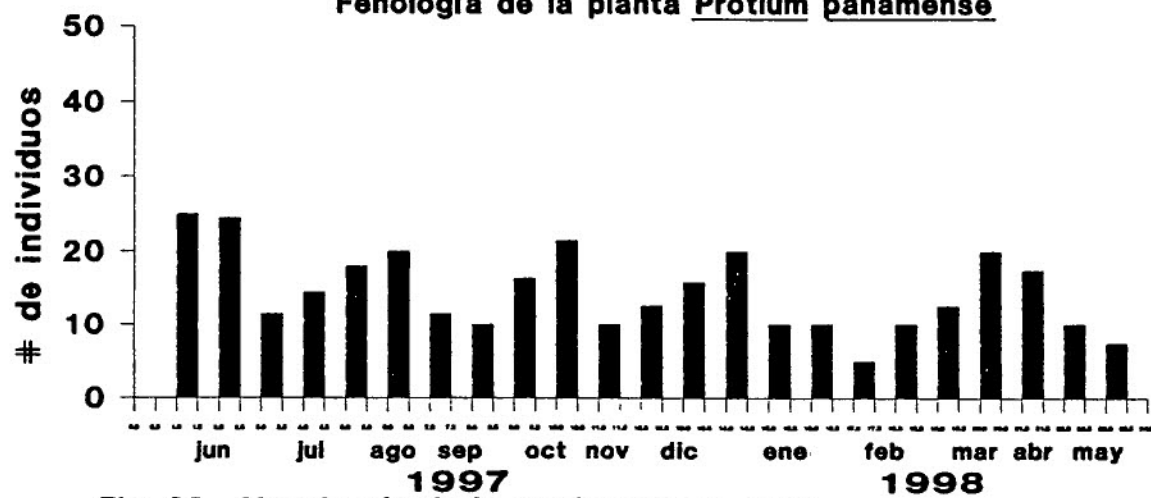
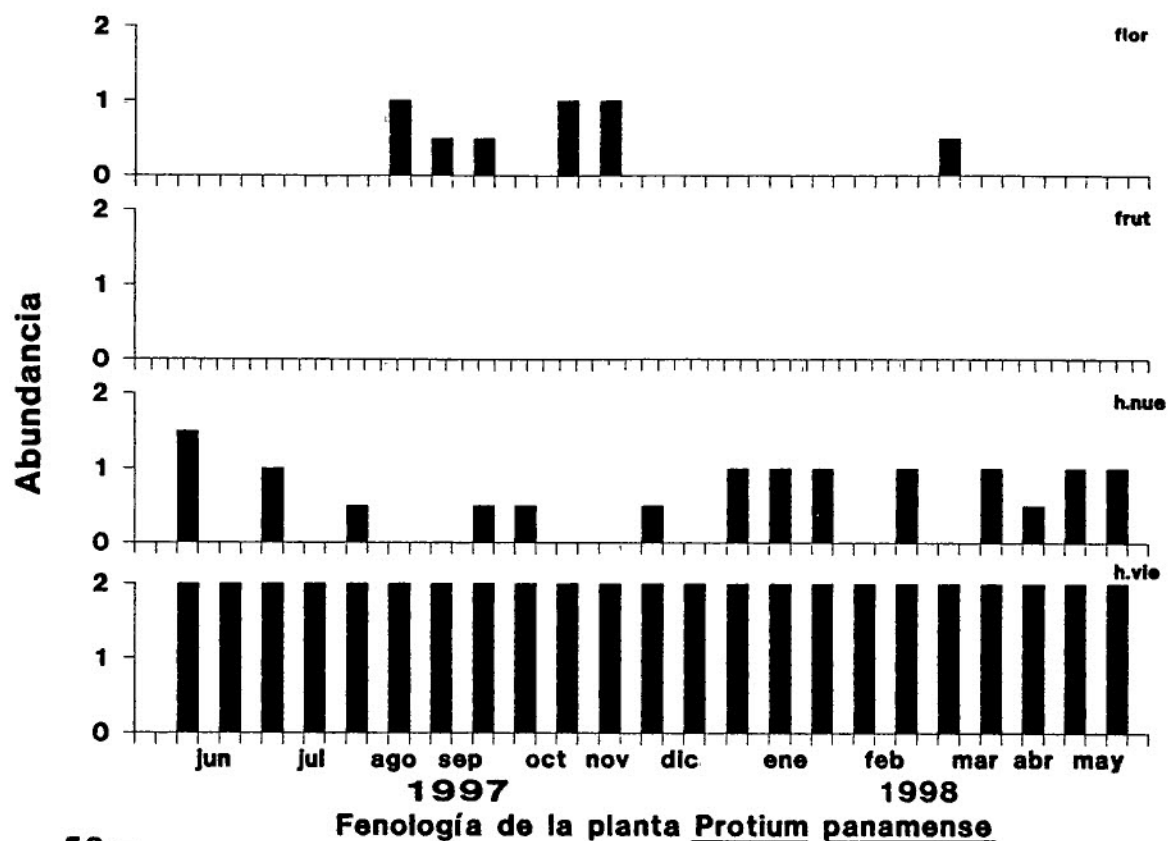


Fig. 62 Abundancia de la morfoespecie #56



**Fig. 63 Abundancia de la morfoespecie #57**

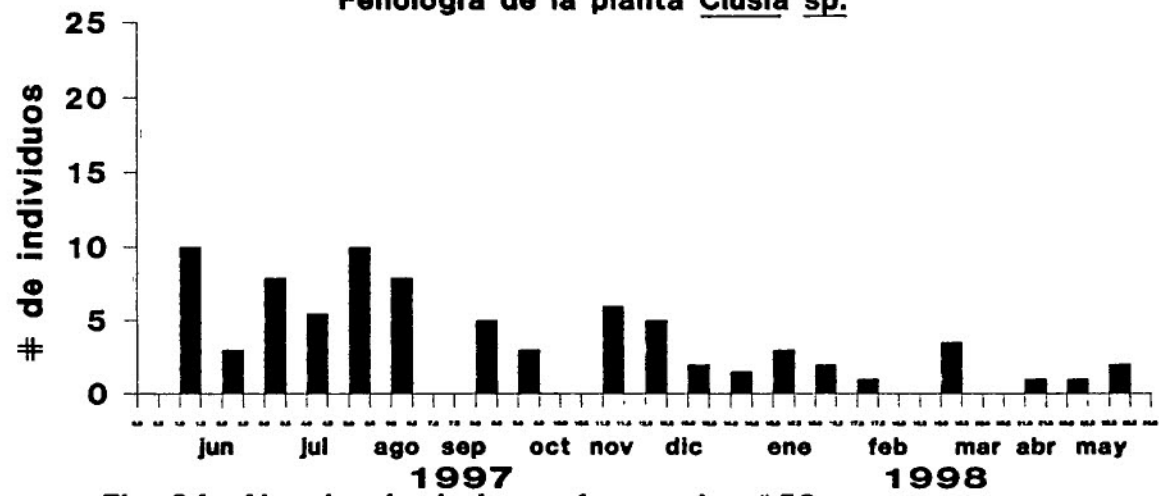
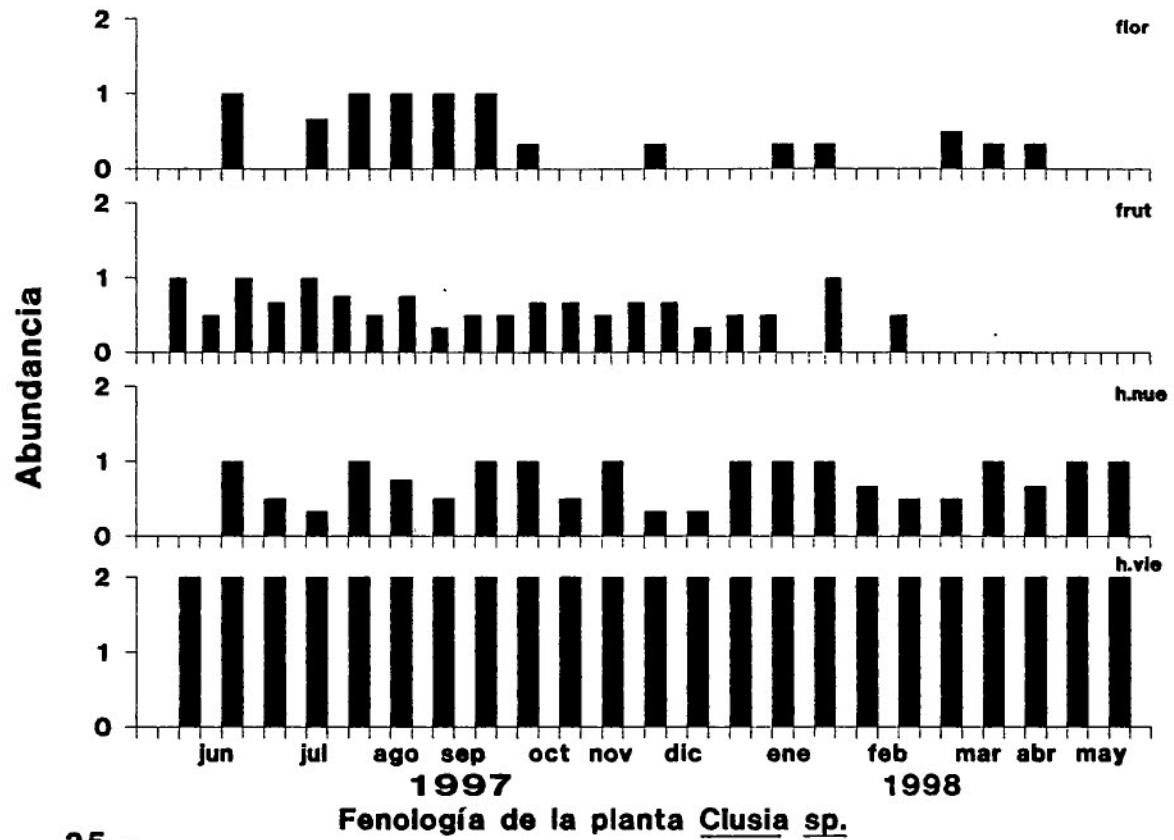


Fig. 64 Abundancia de la morfoespecie #58

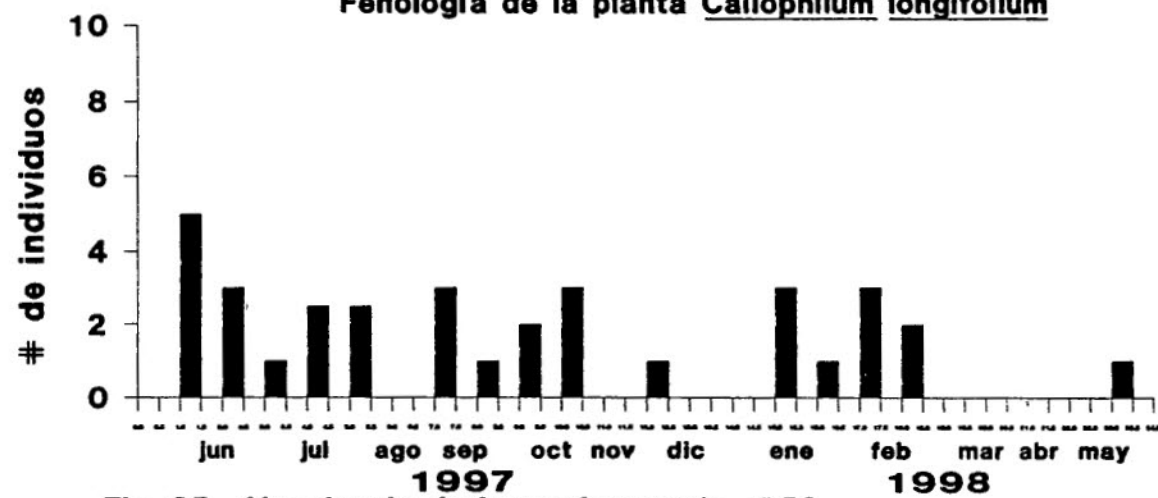
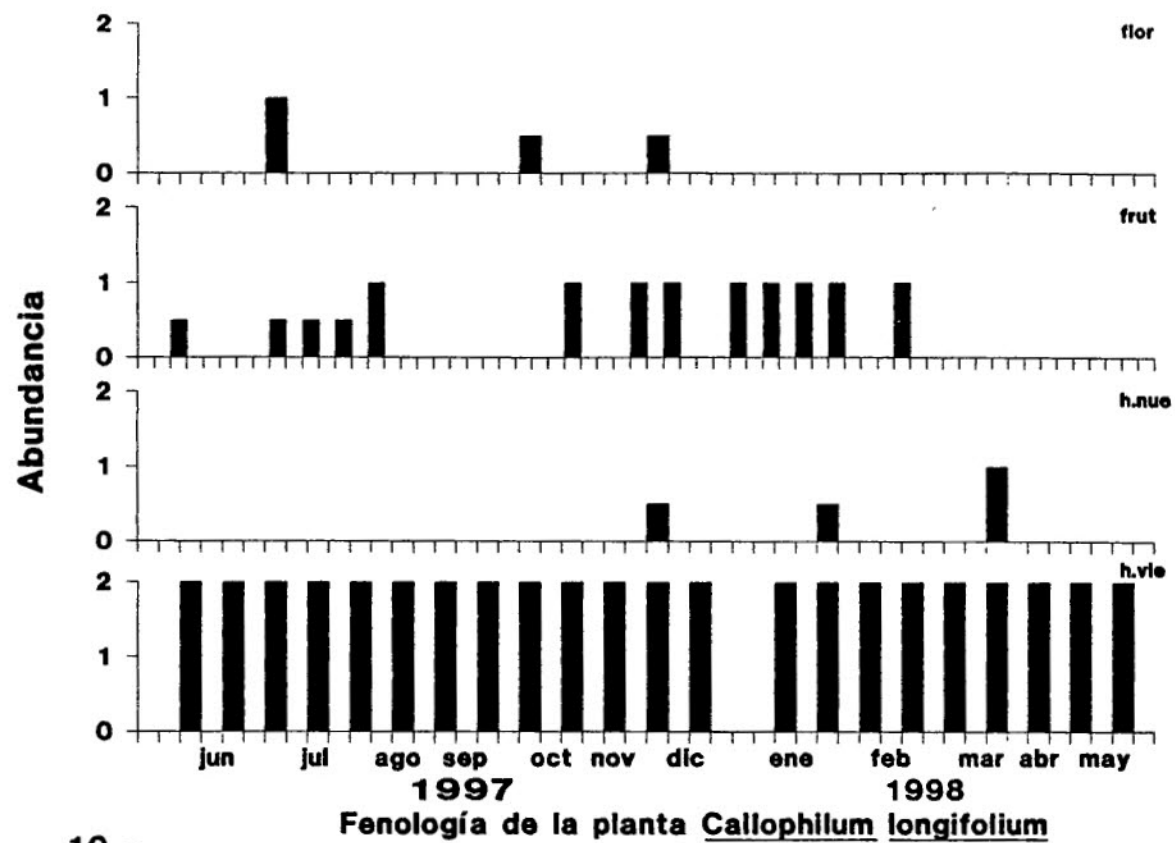
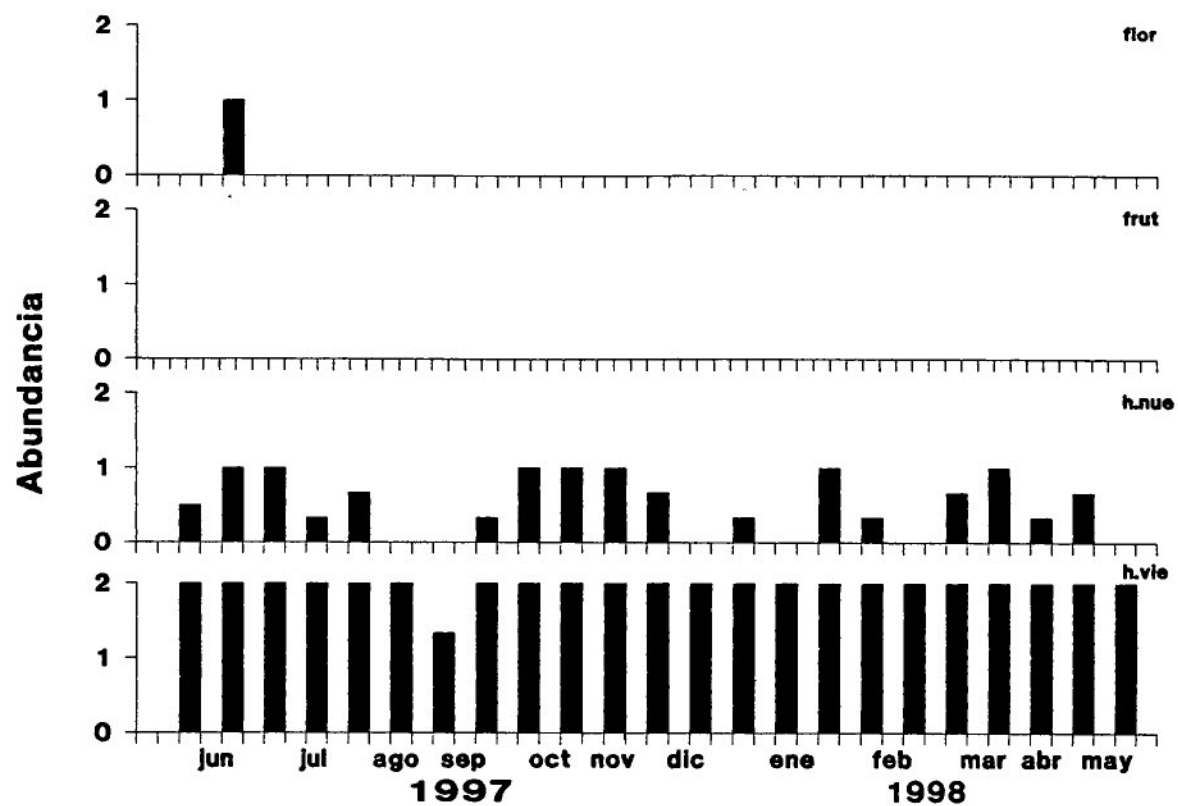


Fig. 65 Abundancia de la morfoespecie #59





Fenología de la planta Aspidosperma cruenta

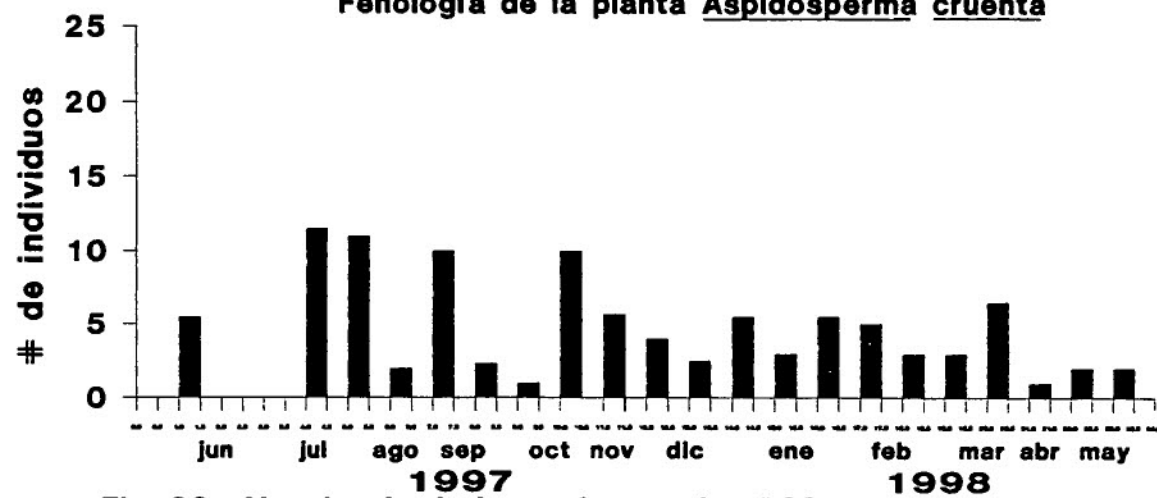


Fig. 66 Abundancia de la morfoespecie #60



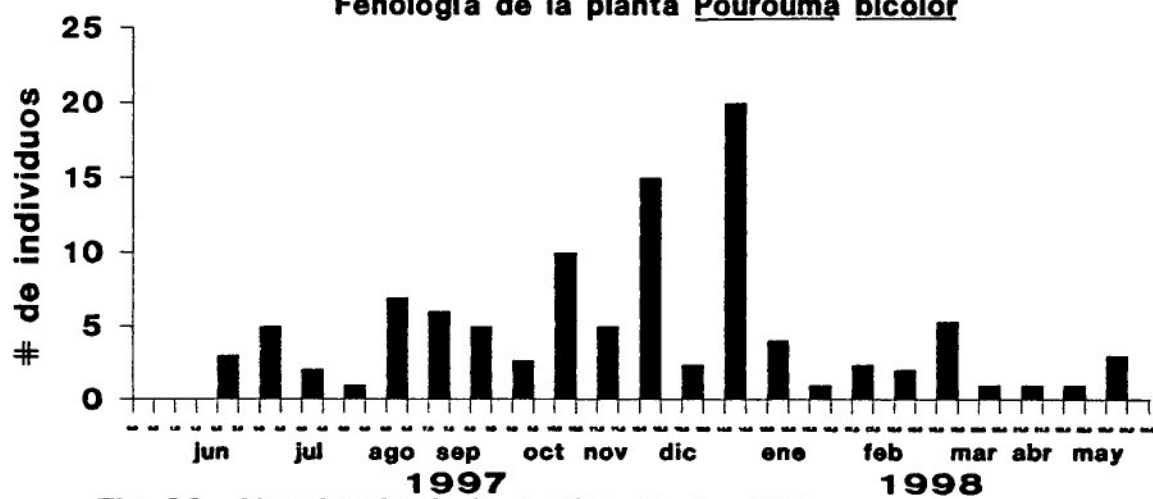
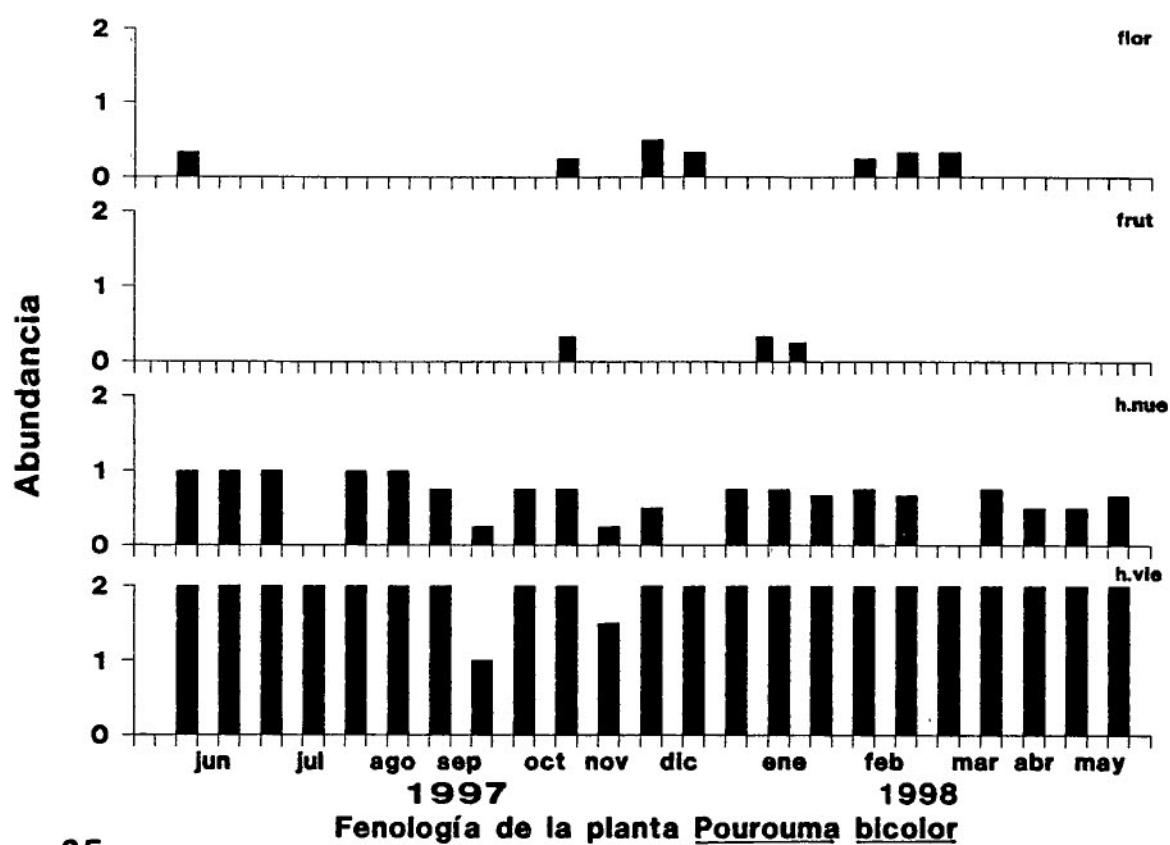


Fig. 68 Abundancia de la morfoespecie #62

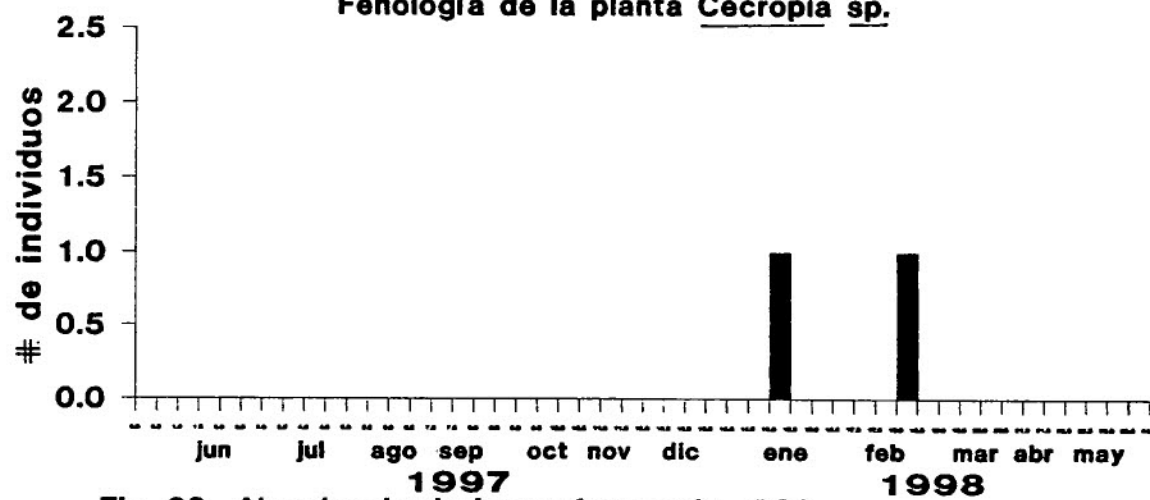
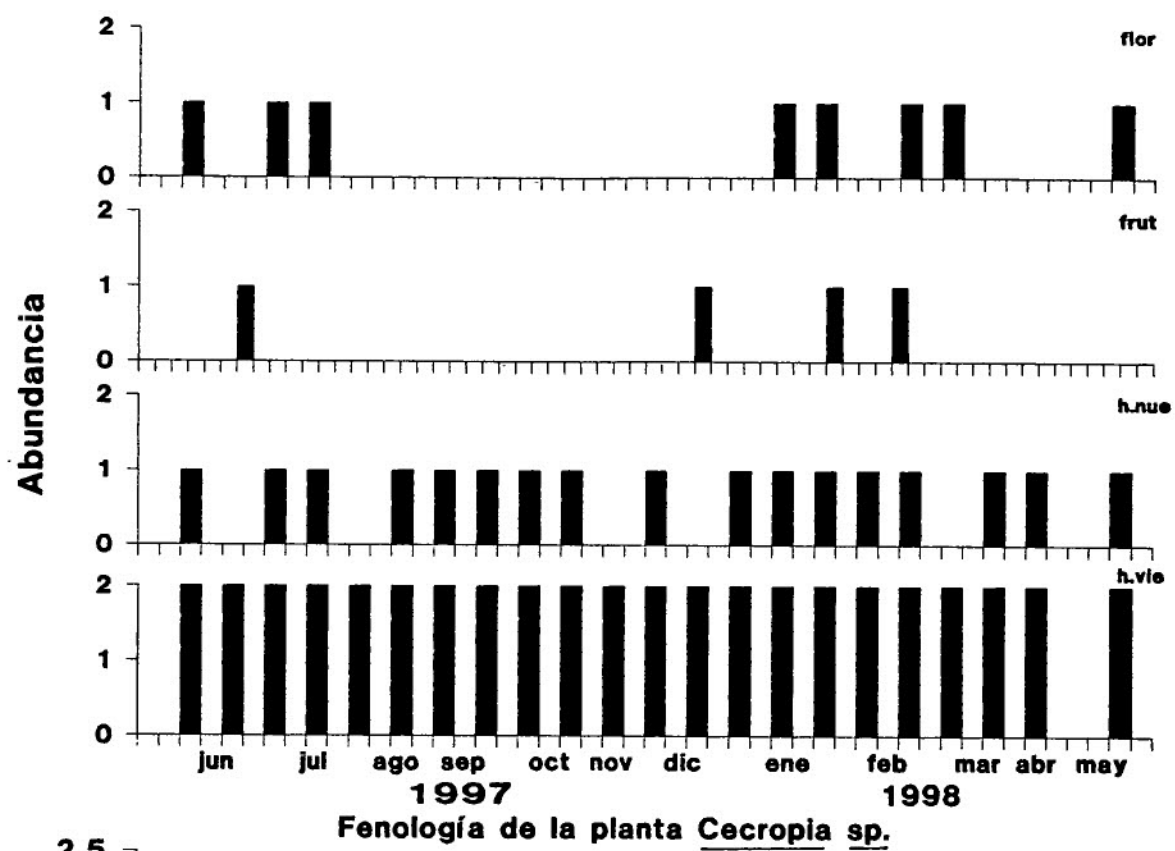
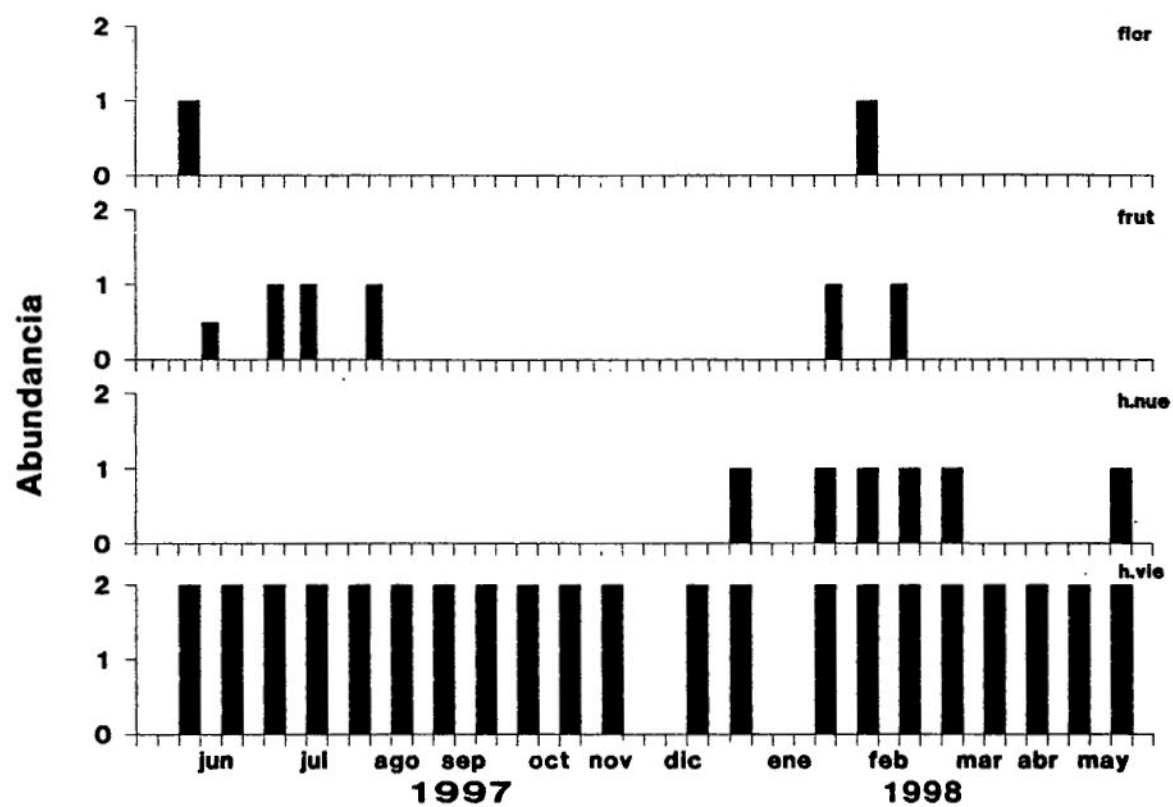


Fig. 69 Abundancia de la morfoespecie #63



Fenología de la planta Virola sp.

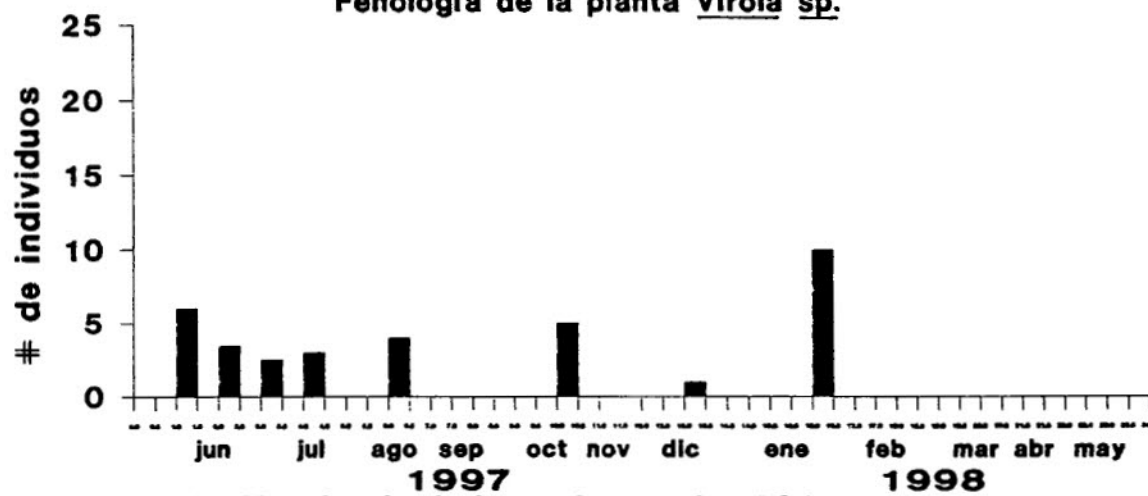
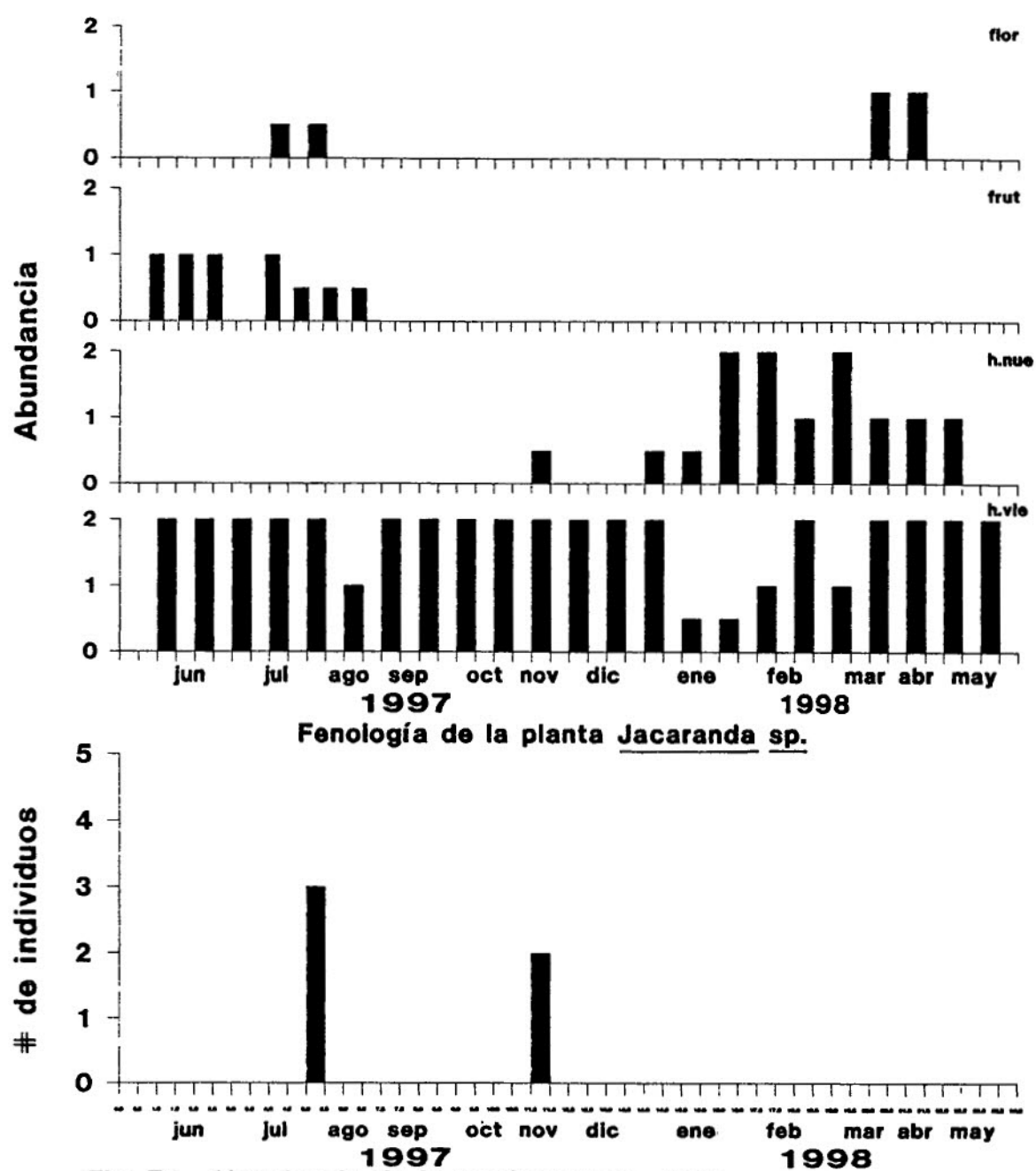
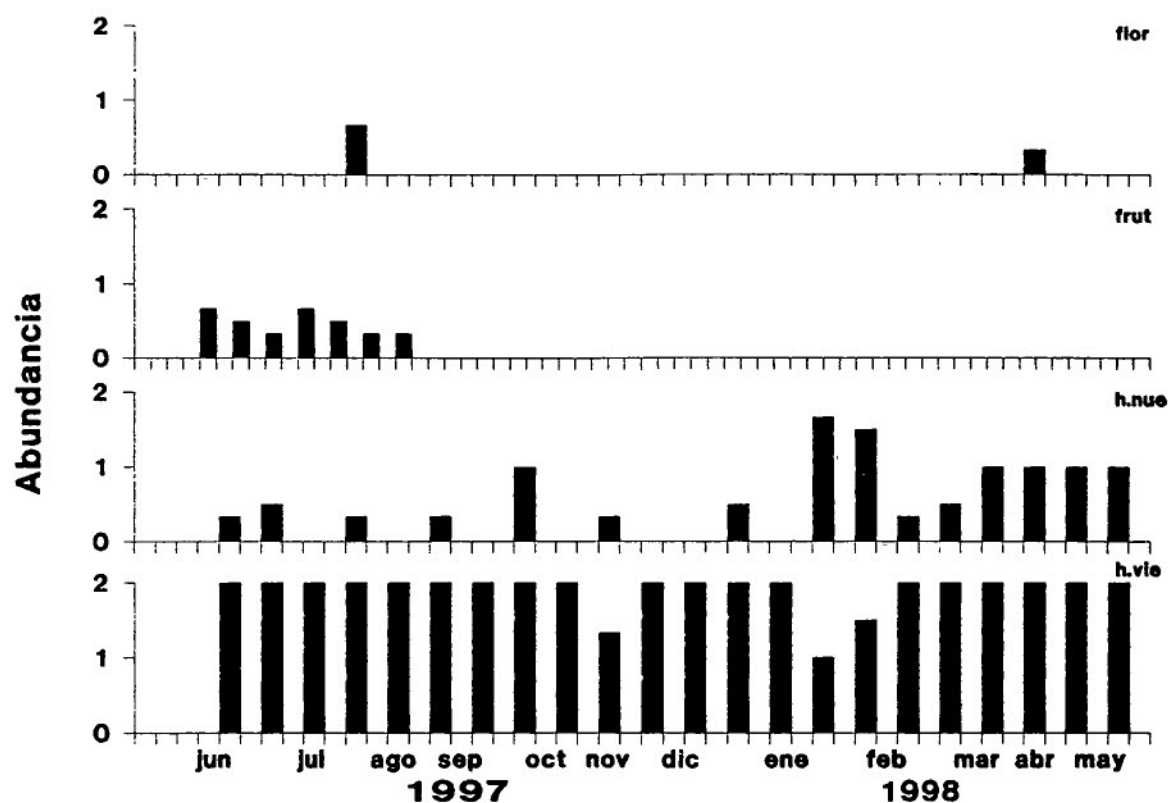


Fig. 70 Abundancia de la morfoespecie #64



**Fig. 71 Abundancia de la morfoespecie #65**



Fenología de la planta Dussia munda

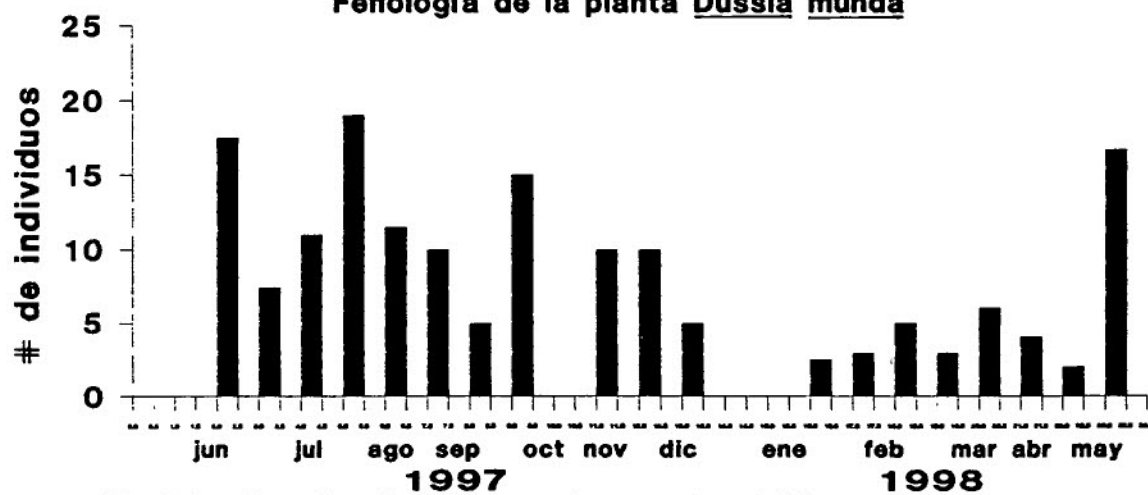
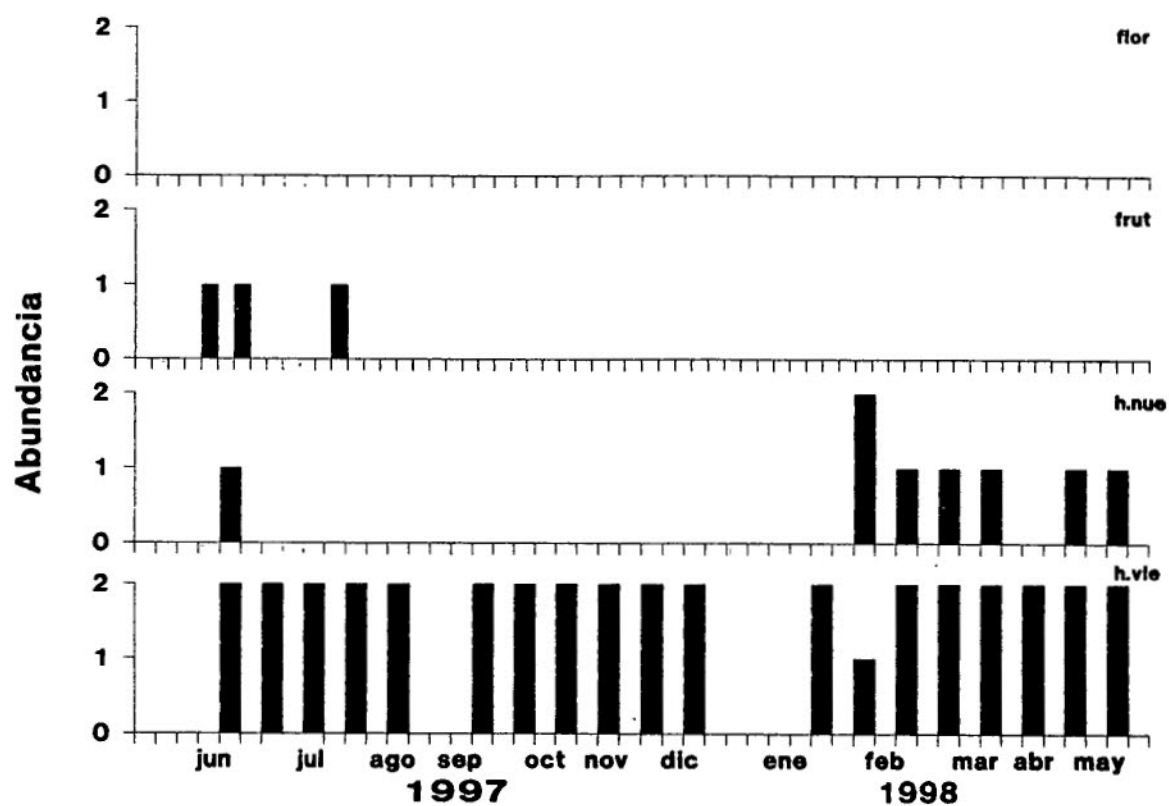


Fig. 72 Abundancia de la morfoespecie #66



Fenología de la planta Lonchocarpus longifolium

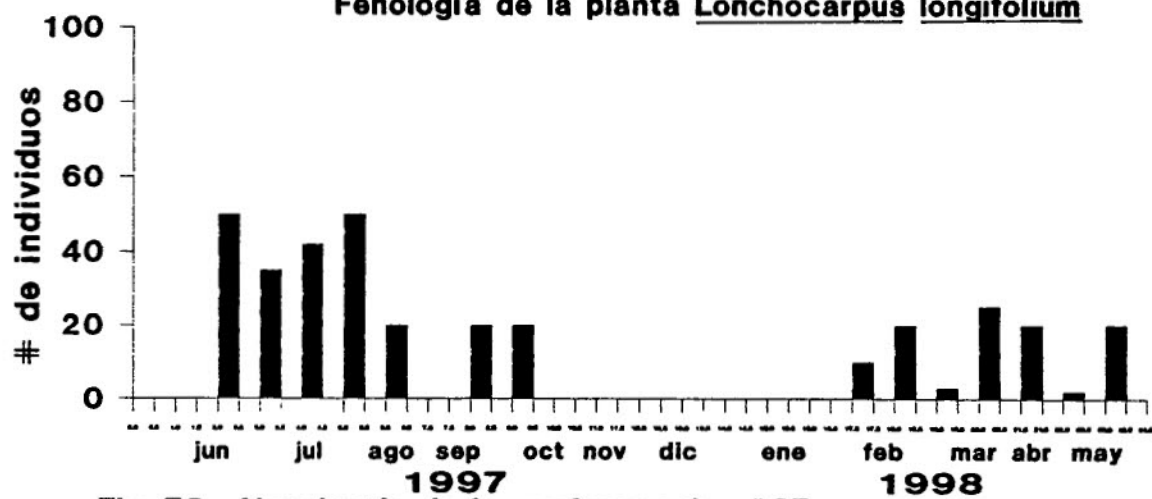


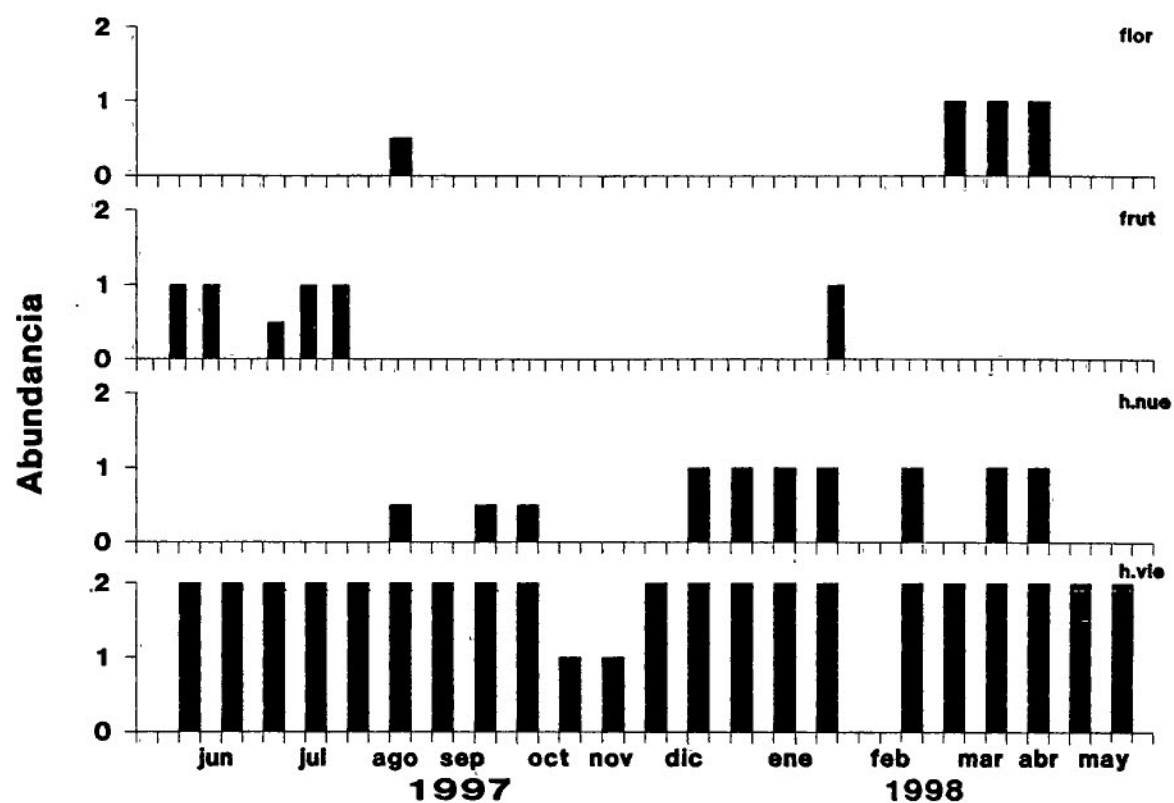
Fig. 73 Abundancia de la morfoespecie #67











Fenología de la planta Carapa guianensis

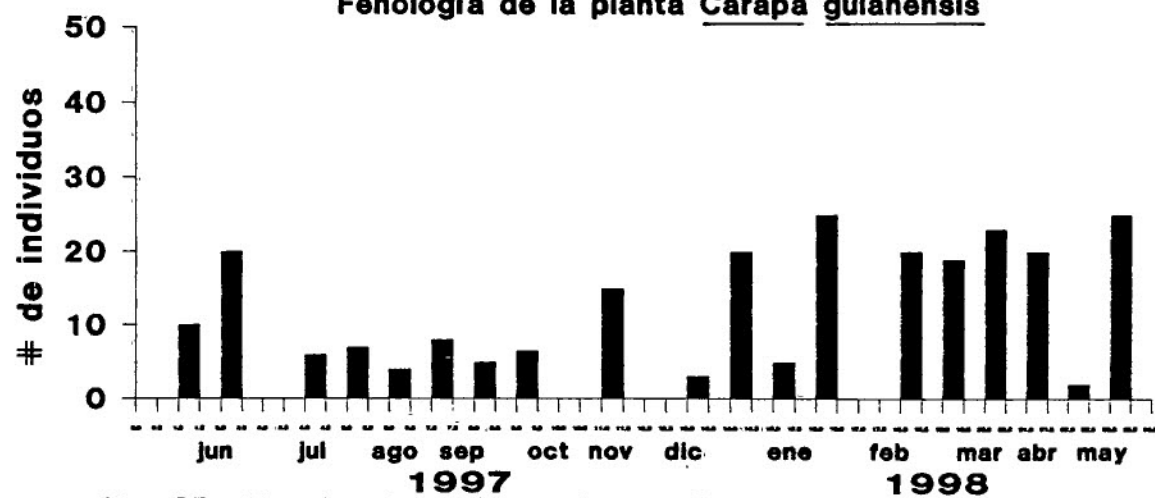


Fig. 77 Abundancia de la morfoespecie #71





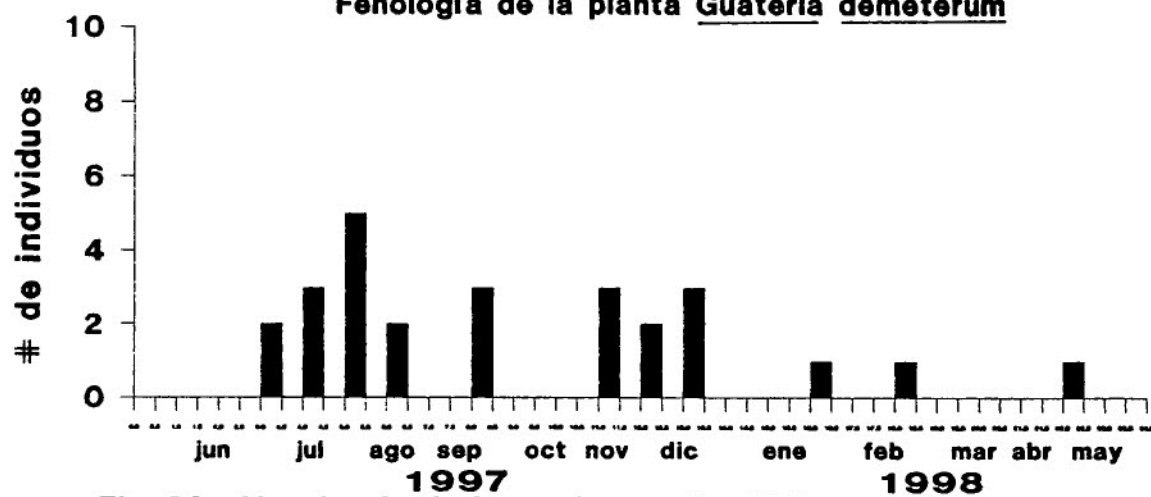
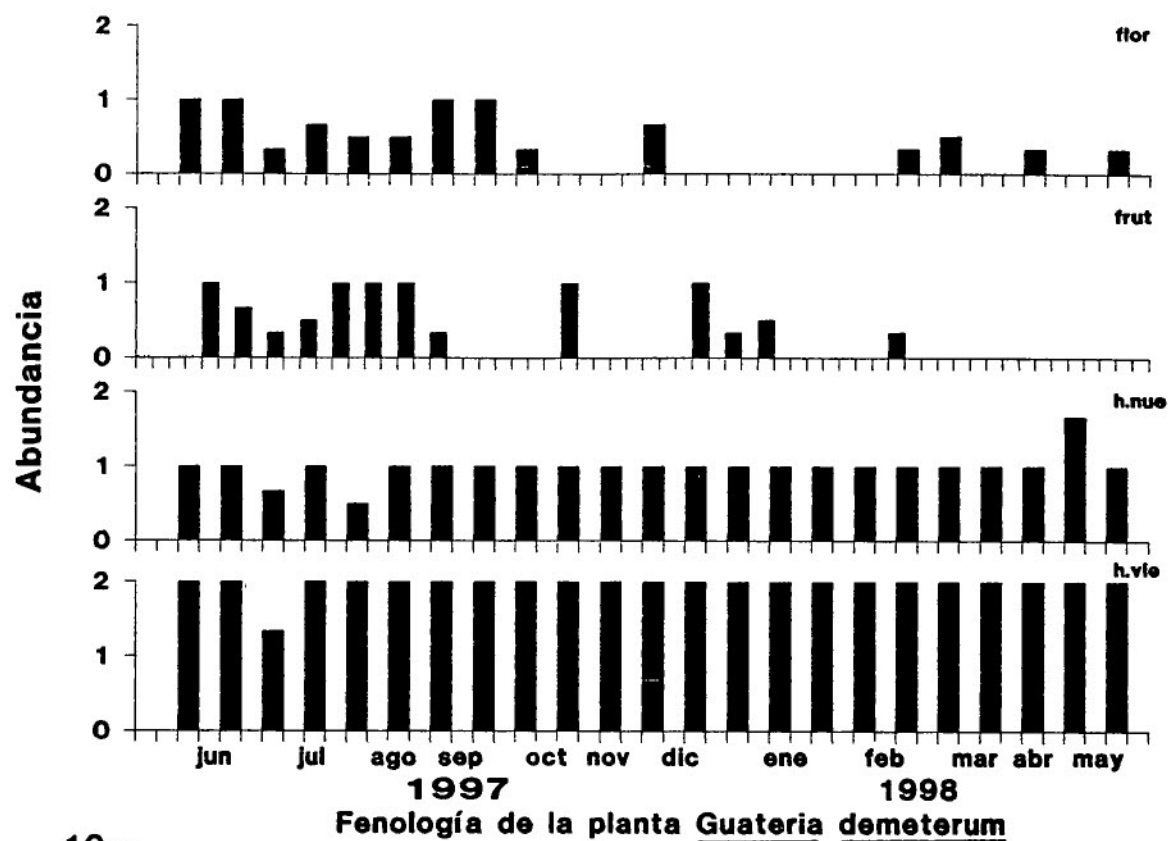
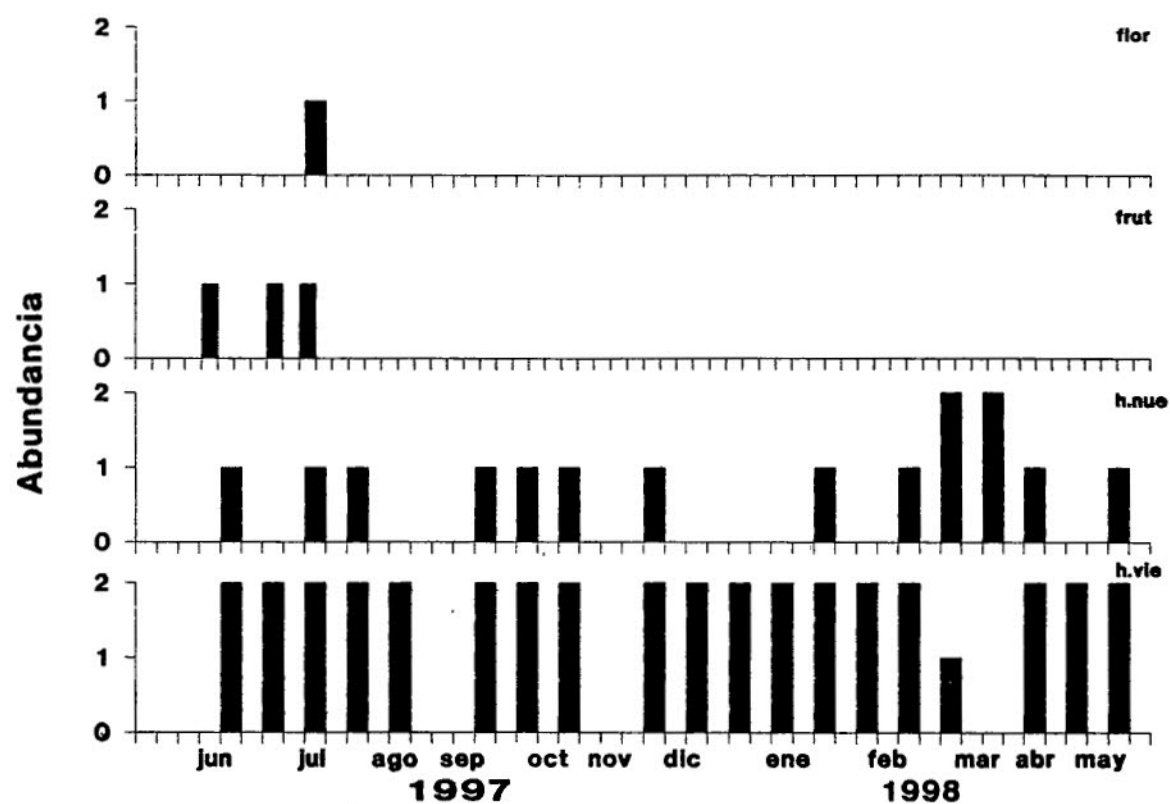


Fig. 80 Abundancia de la morfoespecie #74



Fenología de la planta Dussia sp.

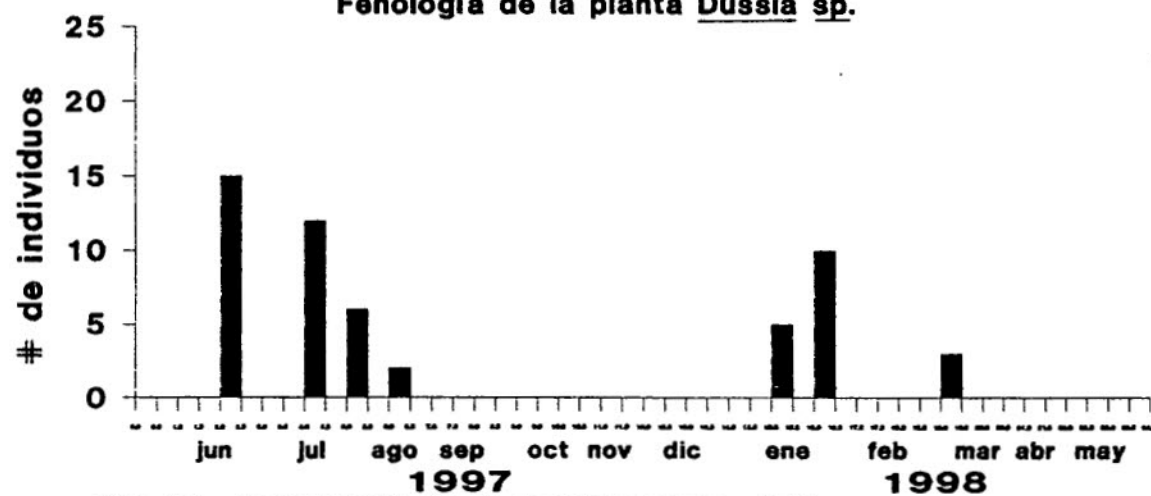
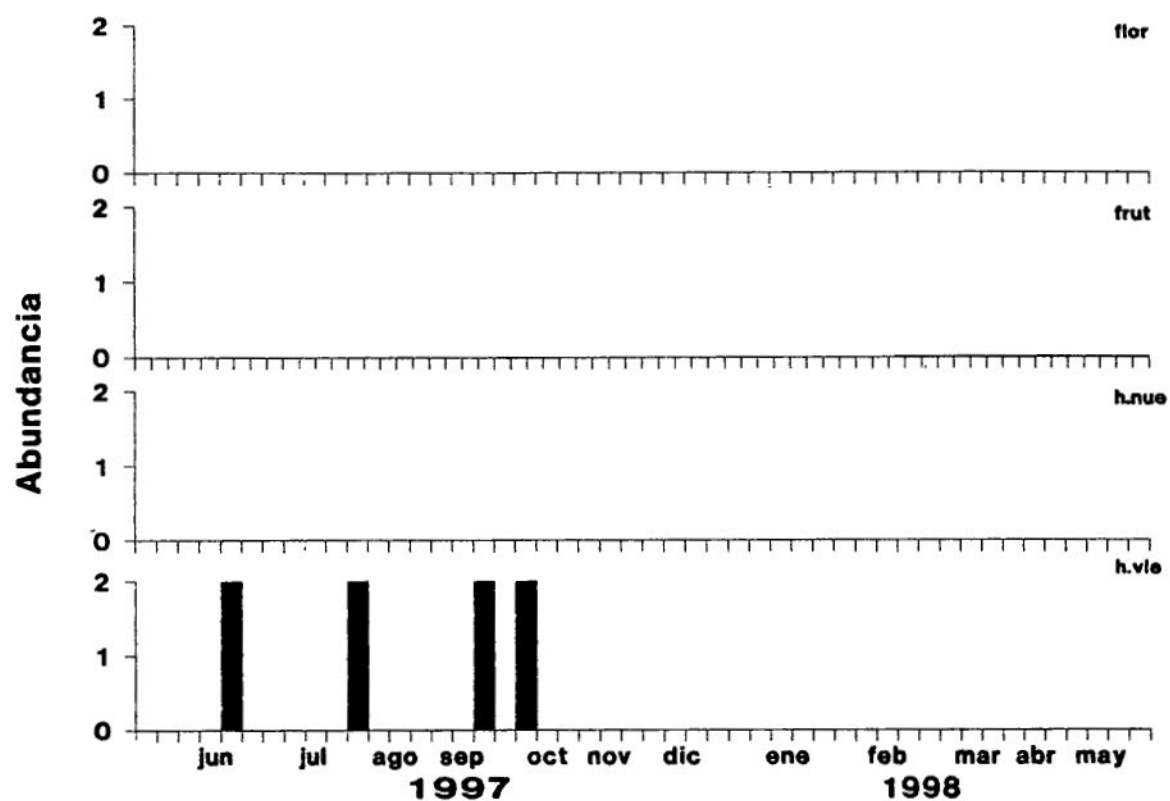


Fig. 81 Abundancia de la morfoespecie #75





Fenología de la planta Licania hypoleutica

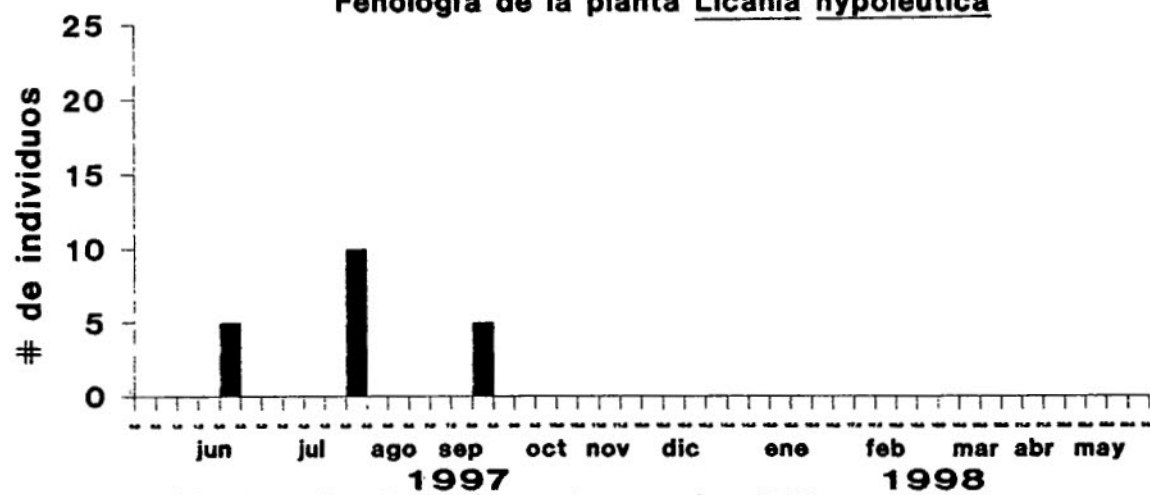
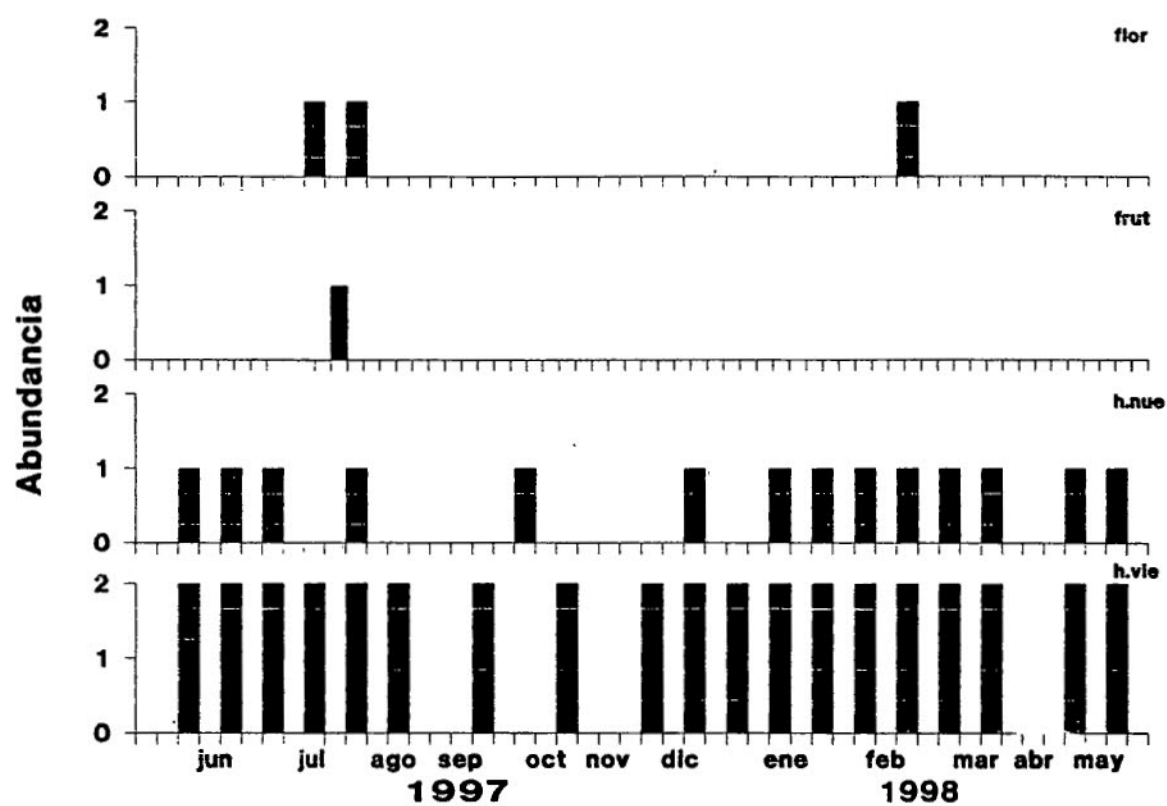


Fig. 82 Abundancia de la morfoespecie #76



Fenología de la planta Hiraëa guapara

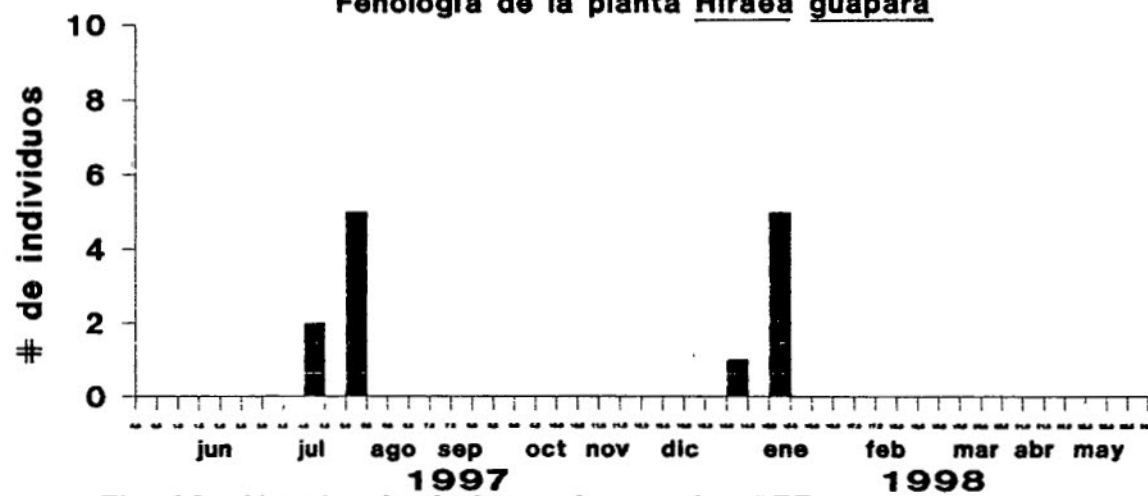
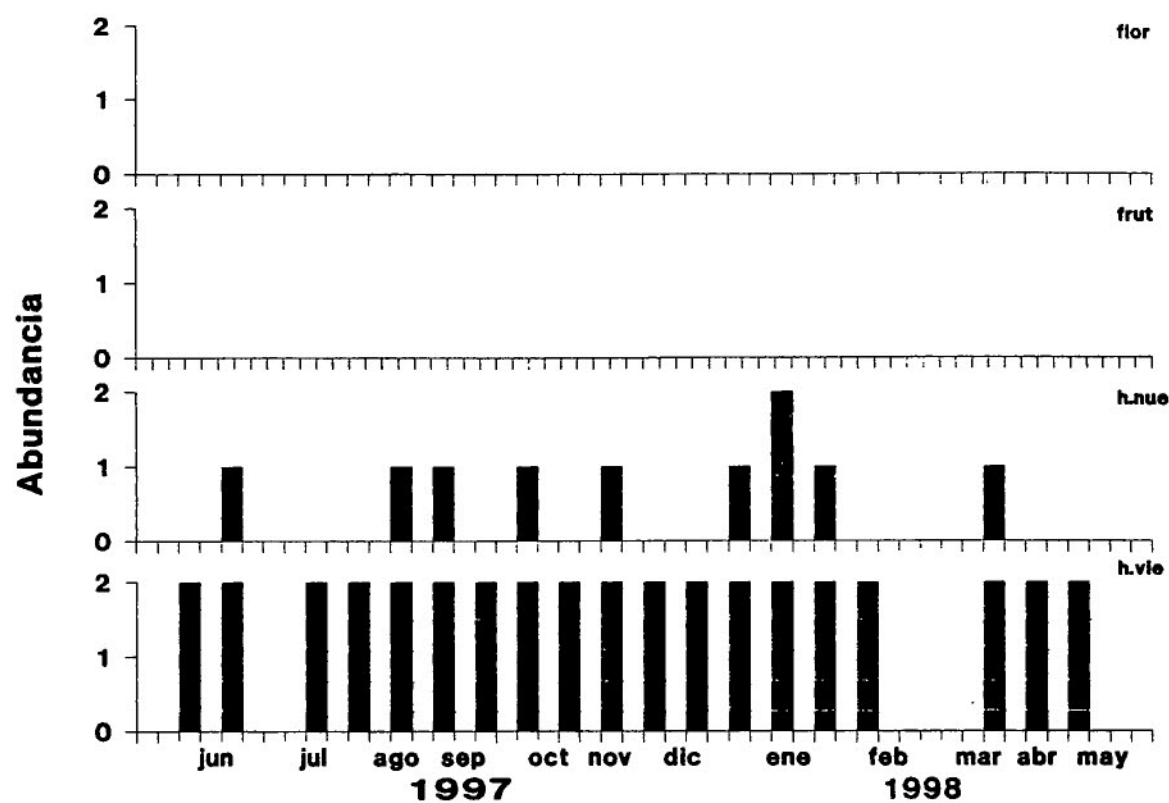


Fig. 83 Abundancia de la morfoespecie #77



Fenología de la planta Perebea xanthochyma

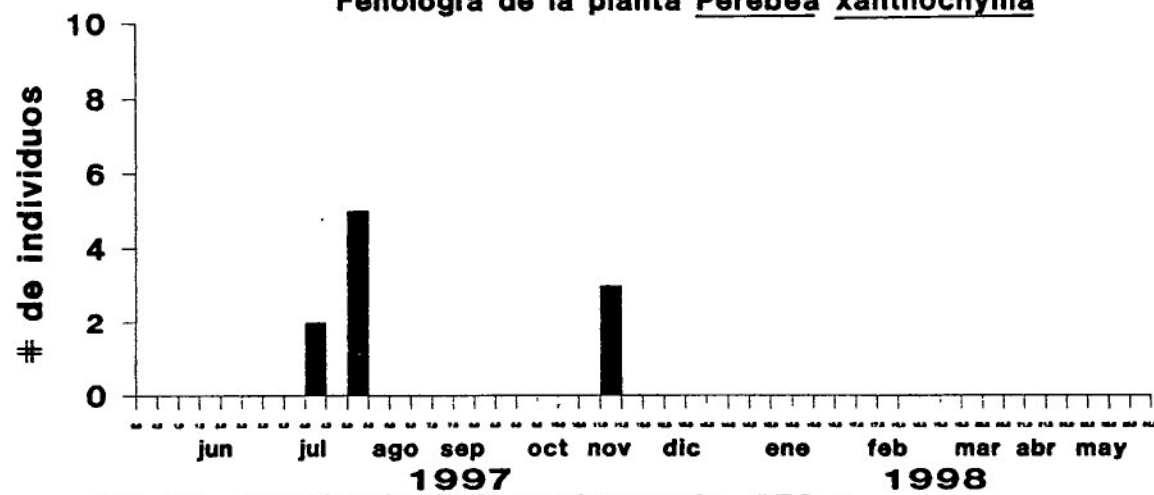


Fig. 84 Abundancia de la morfoespecie #78

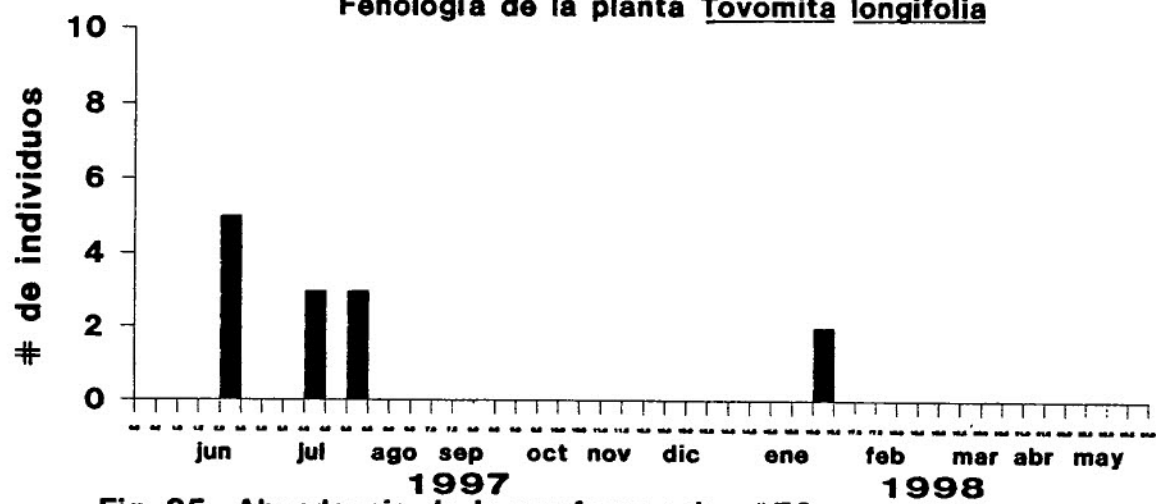
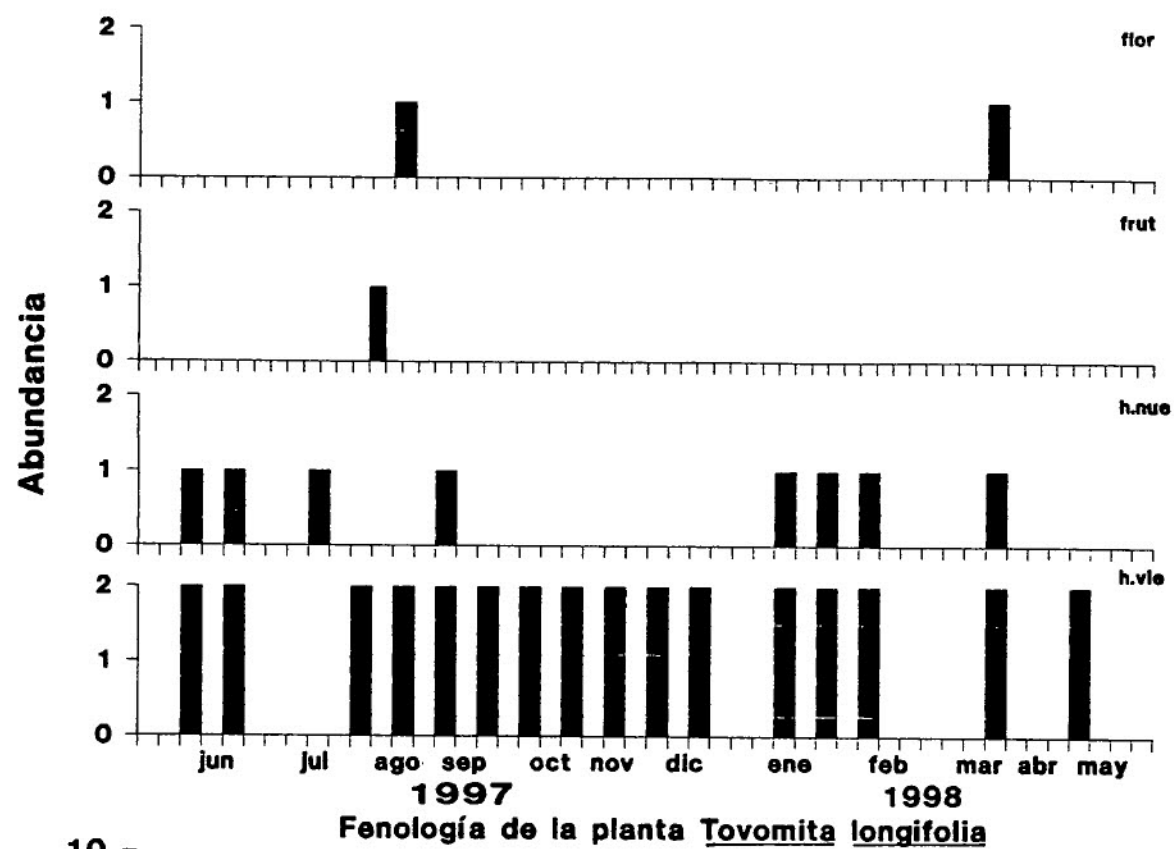


Fig. 85 Abundancia de la morfoespecie #79

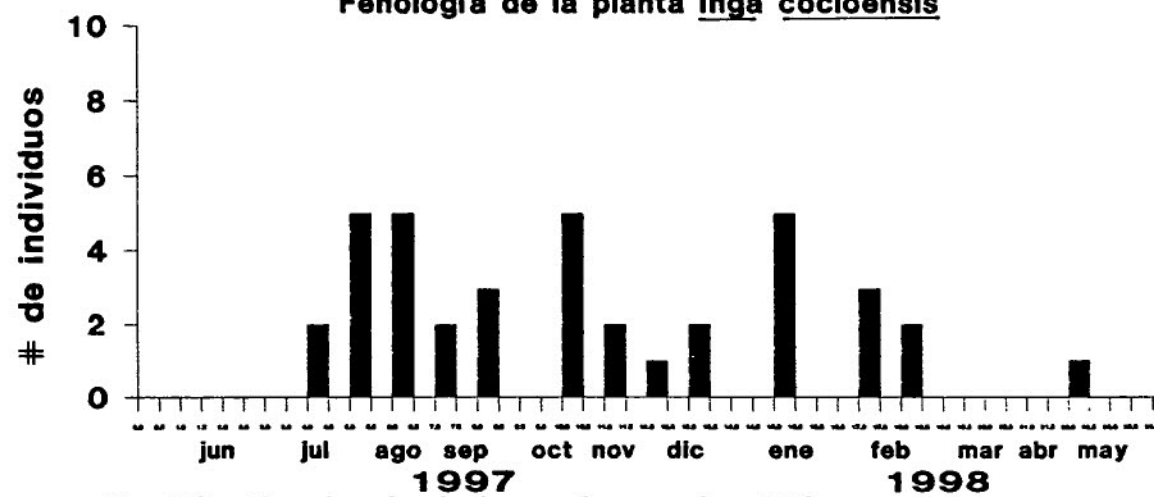
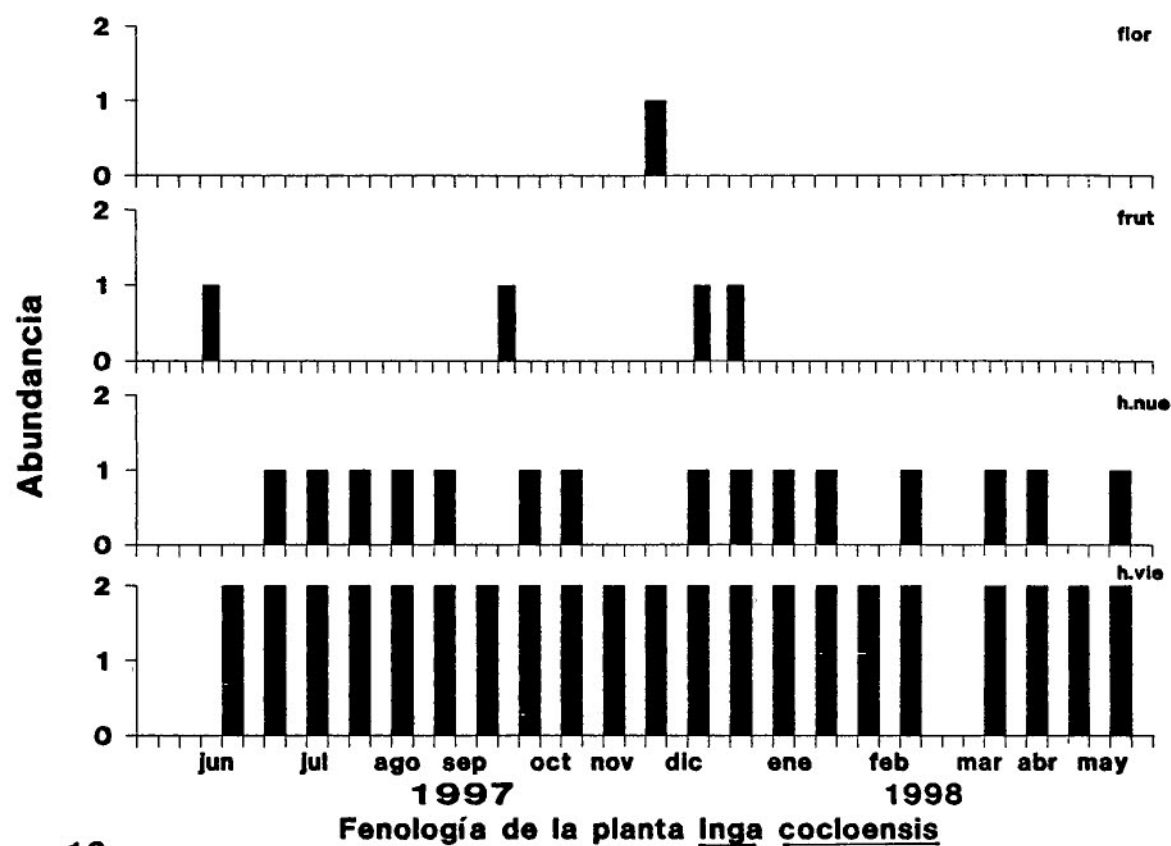


Fig. 86 Abundancia de la morfoespecie #80

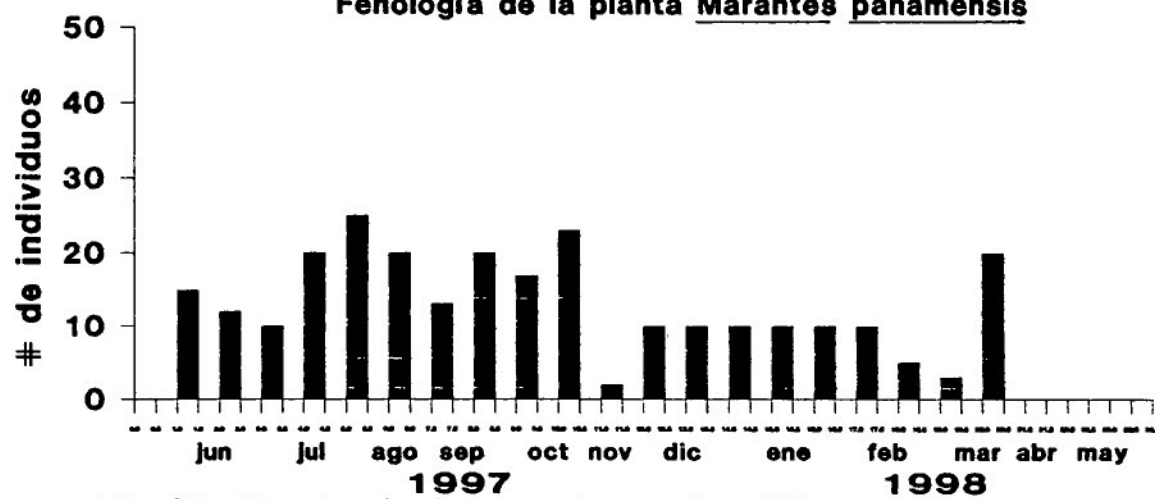
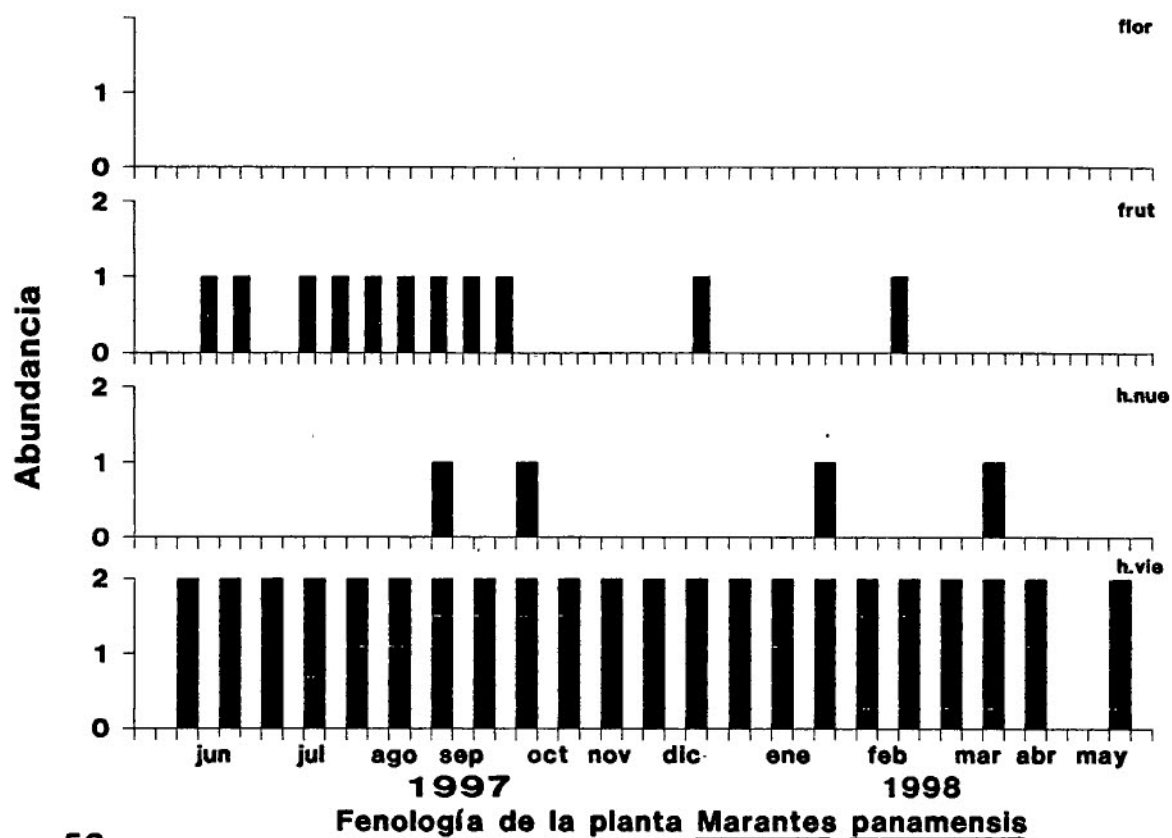
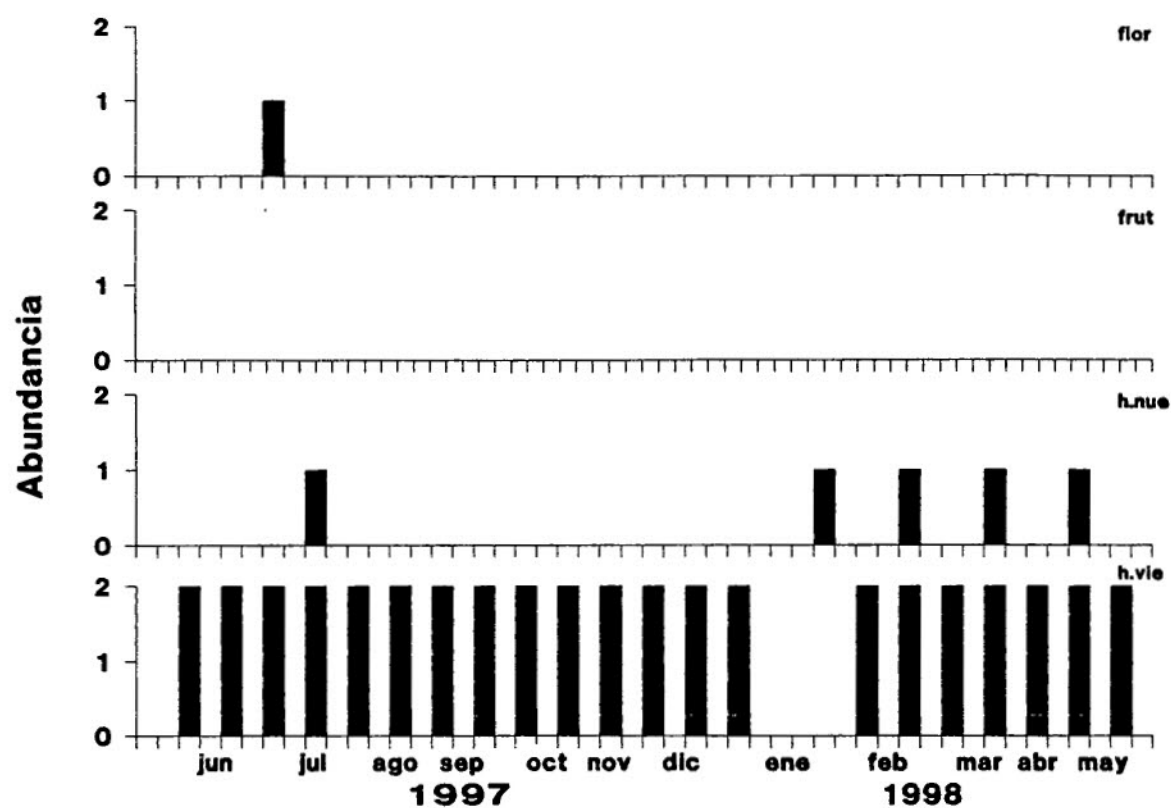


Fig. 87 Abundancia de la morfoespecie #81



Fenología de la planta Odontodenia puncticulosa

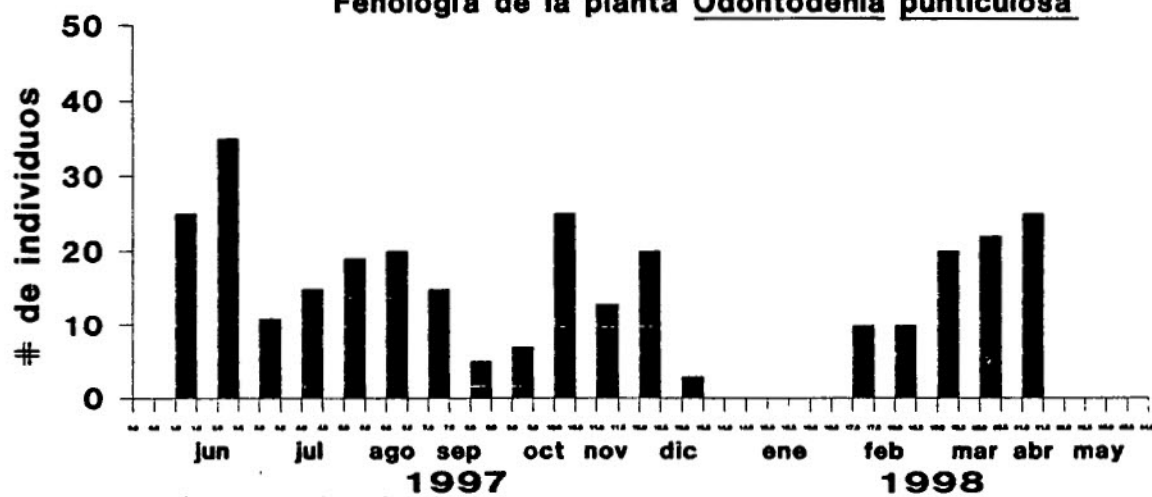
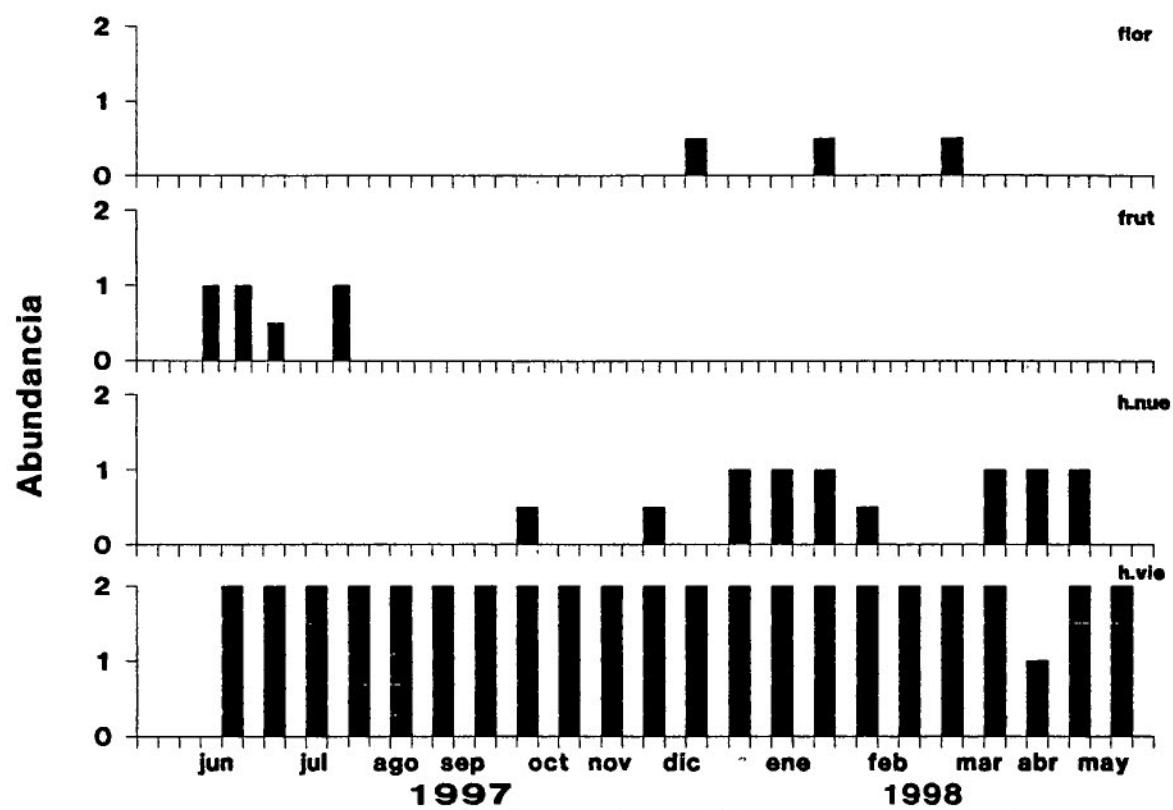


Fig. 88 Abundancia de la morfoespecie #82



Fenología de la planta Tabernaemontana arborea

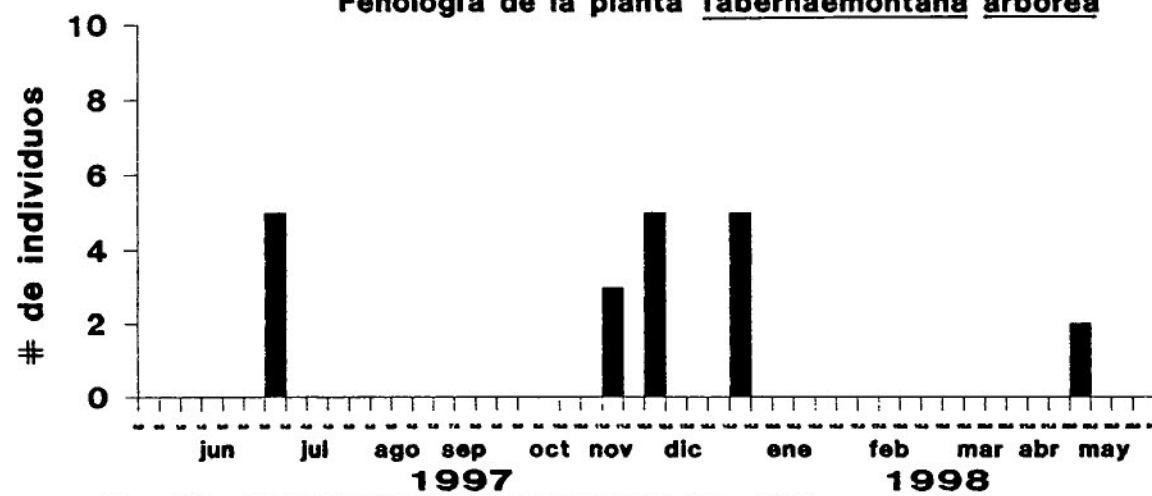


Fig. 89 Abundancia de la morfoespecie #83



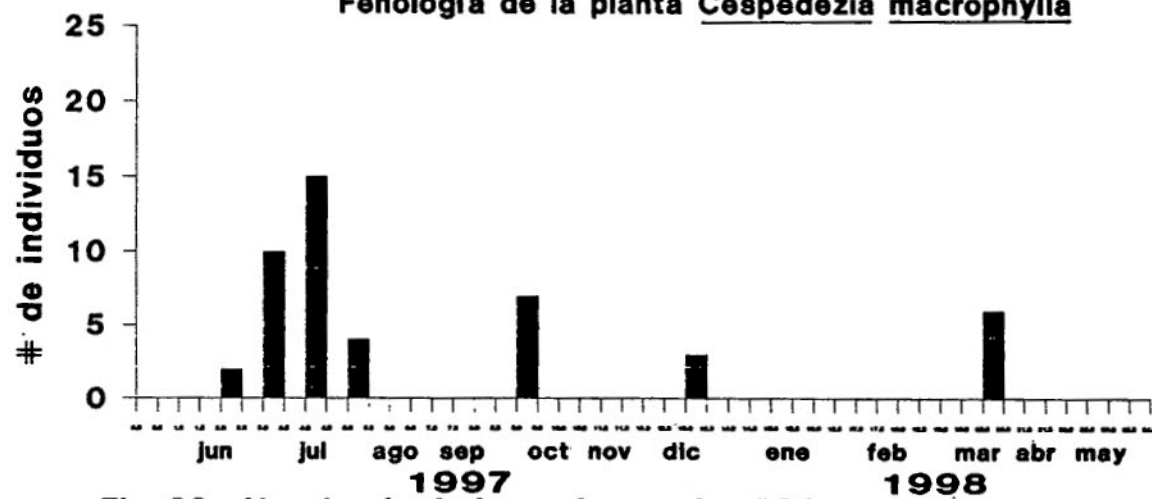
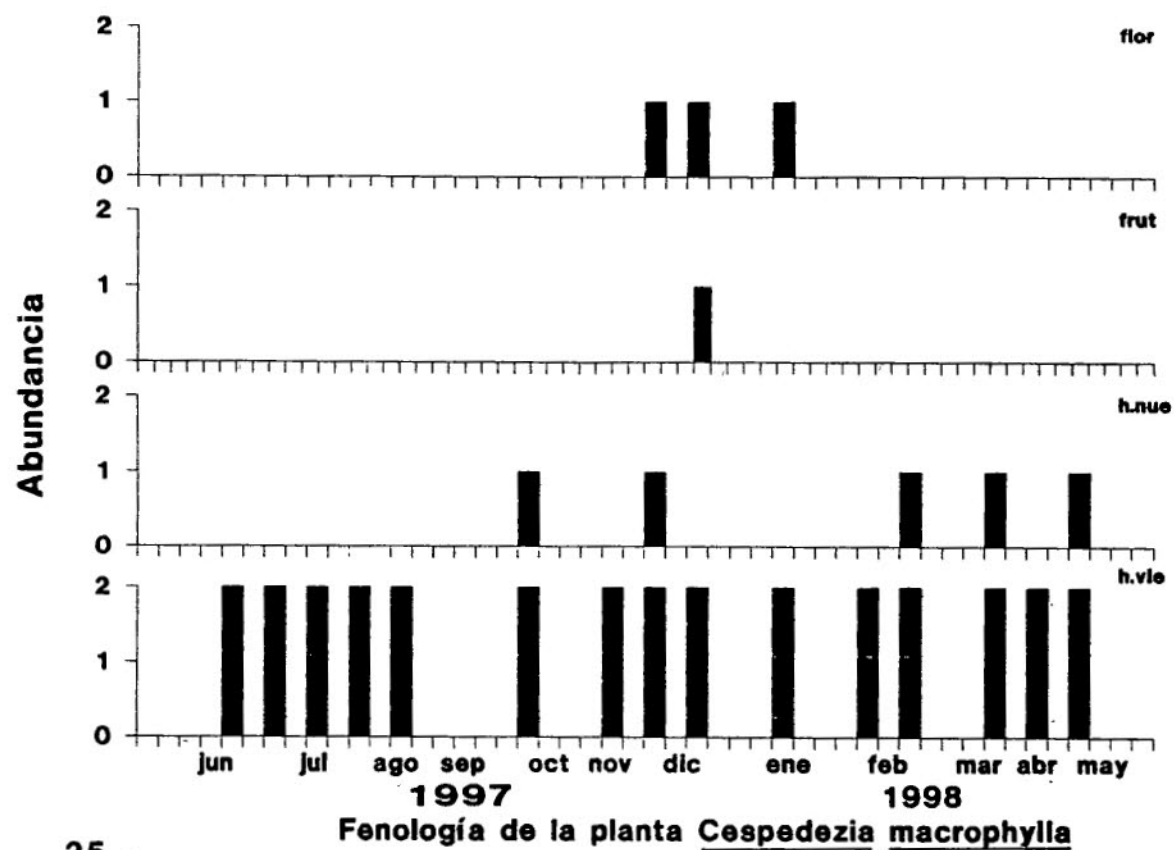
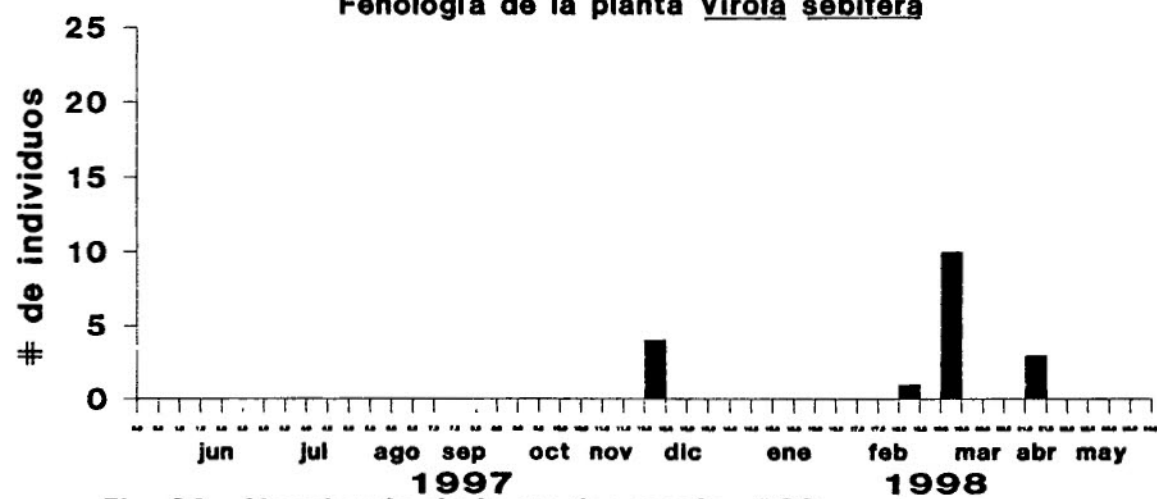
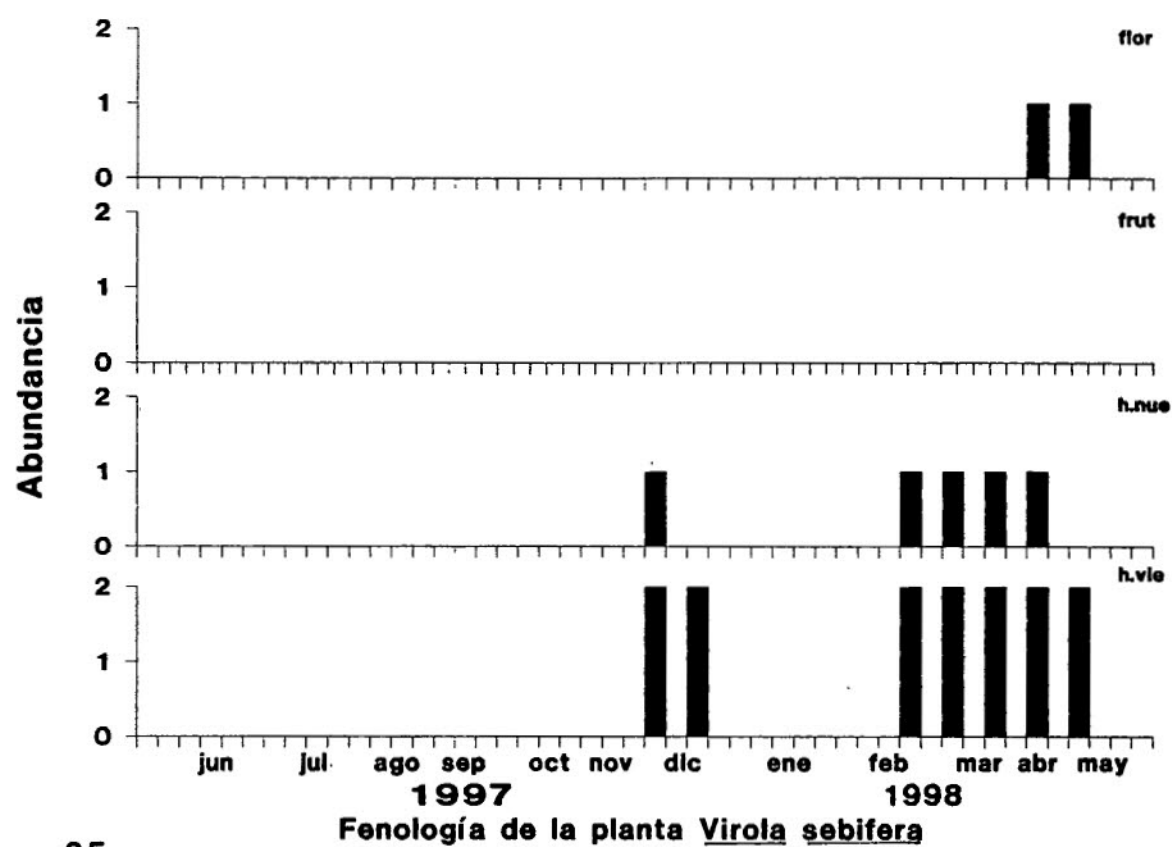
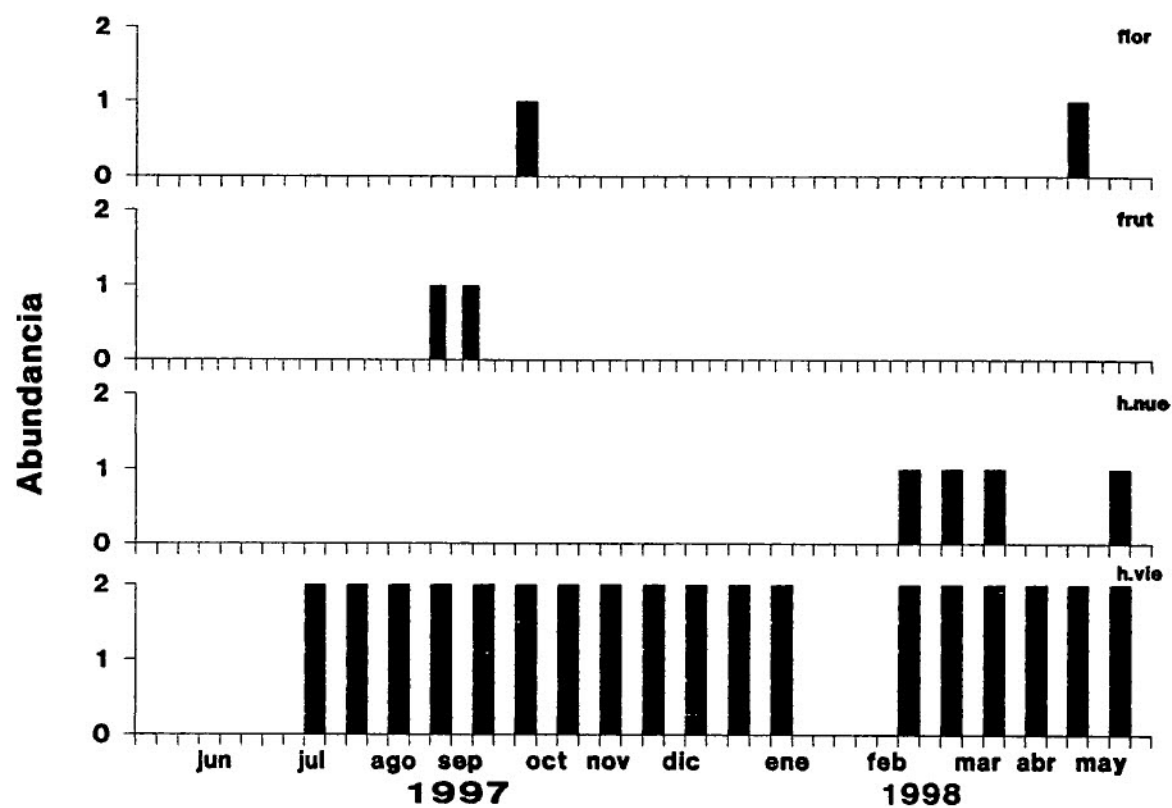


Fig. 90 Abundancia de la morfoespecie #84







Fenología de la planta Ficus nymphaeaefolia

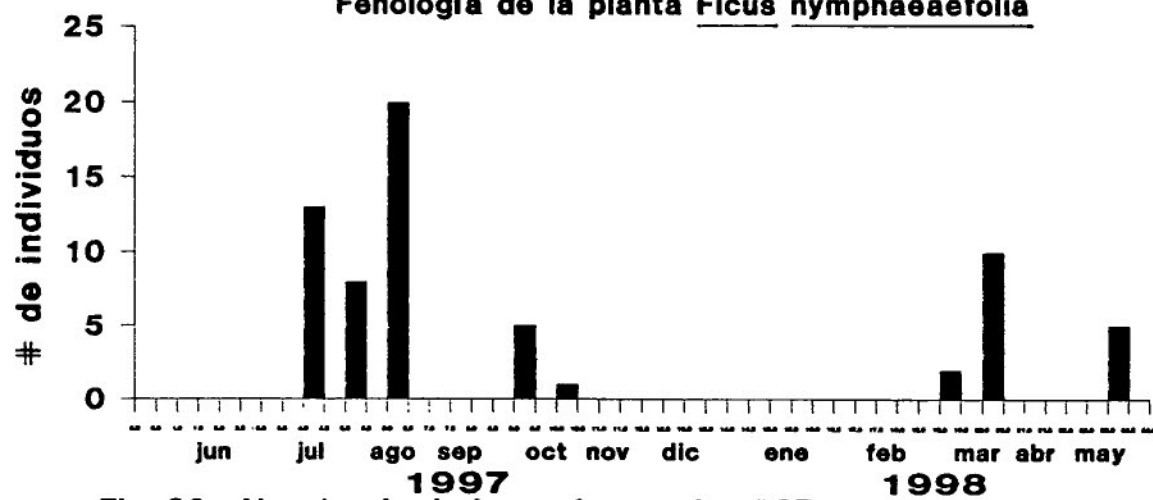
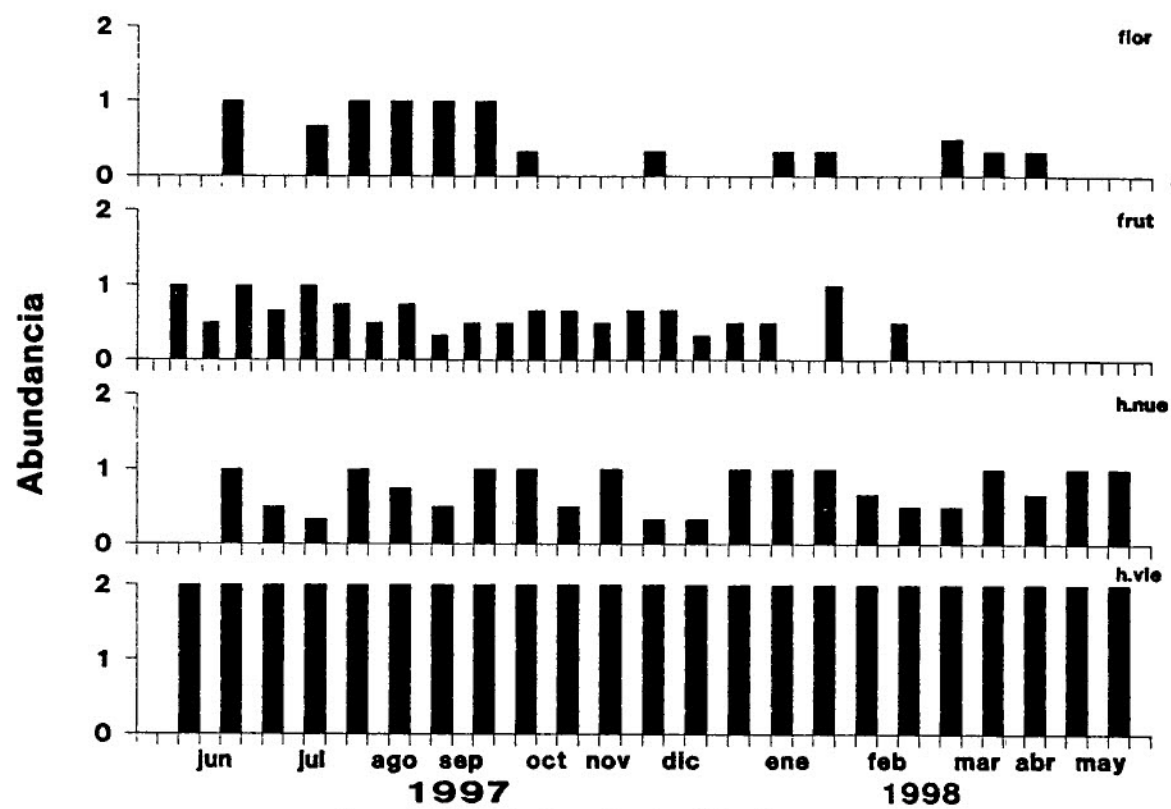


Fig. 93 Abundancia de la morfoespecie #87



Fenología de la planta Clusia sp.

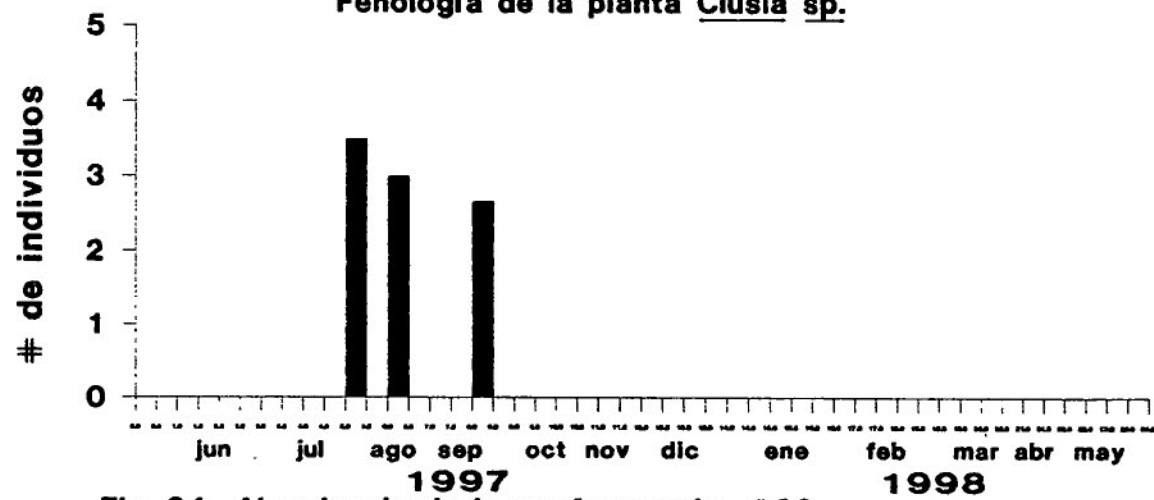
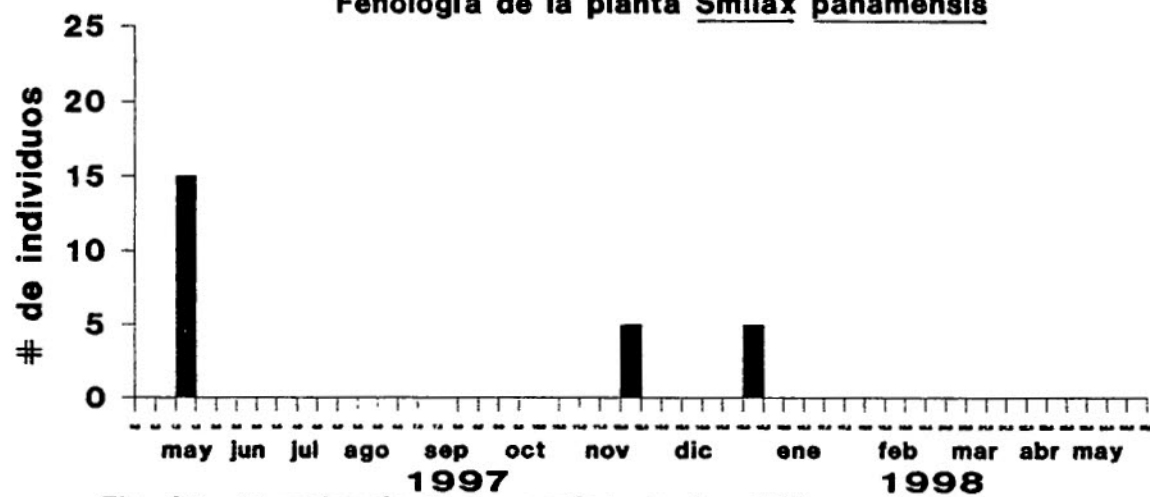
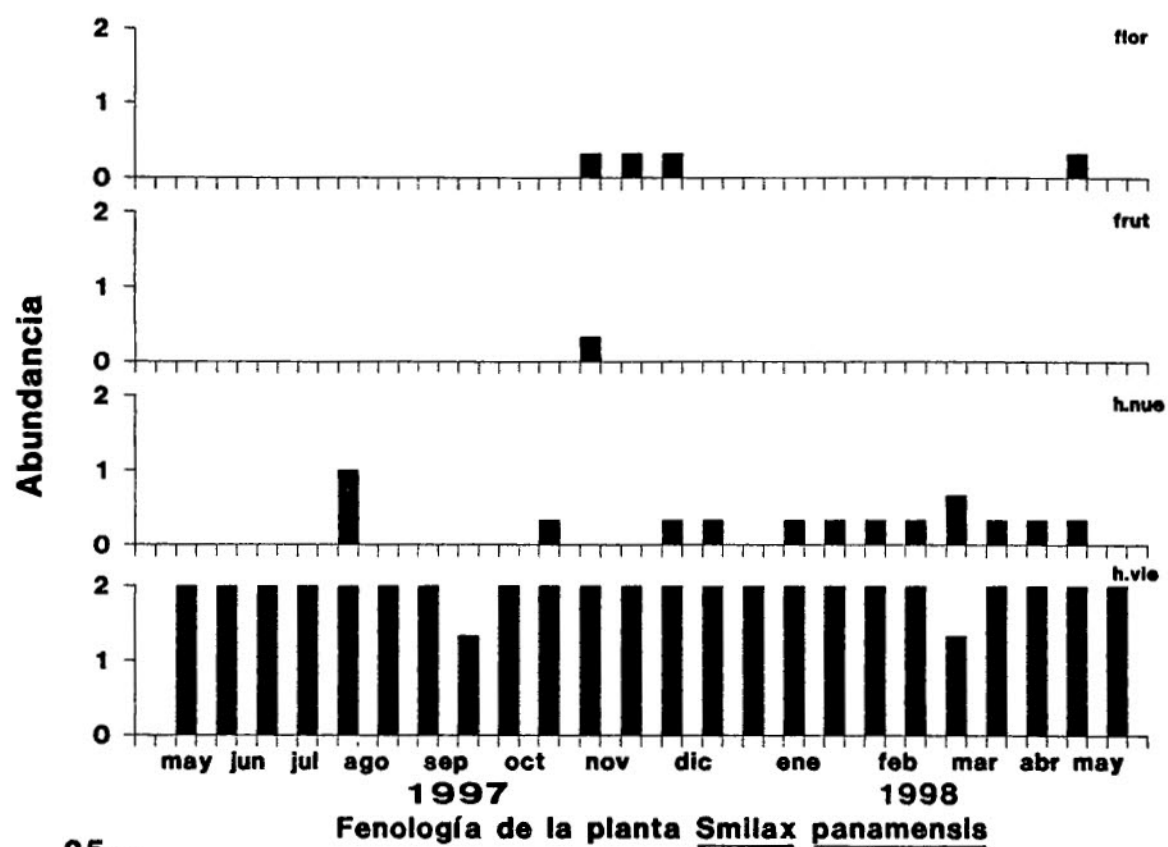


Fig. 94 Abundancia de la morfoespecie #88



**Fig. 95 Abundancia de la morfoespecie #89**

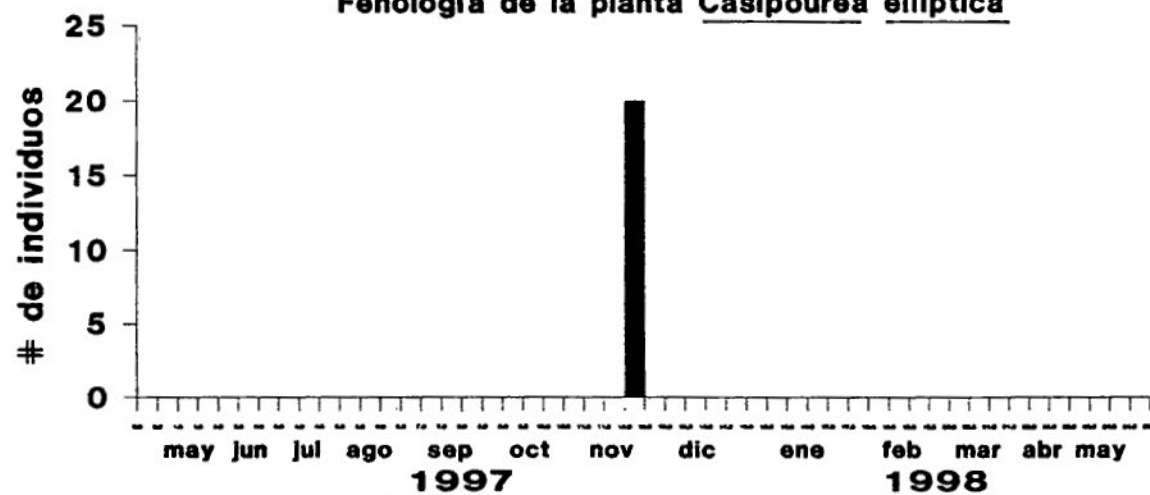
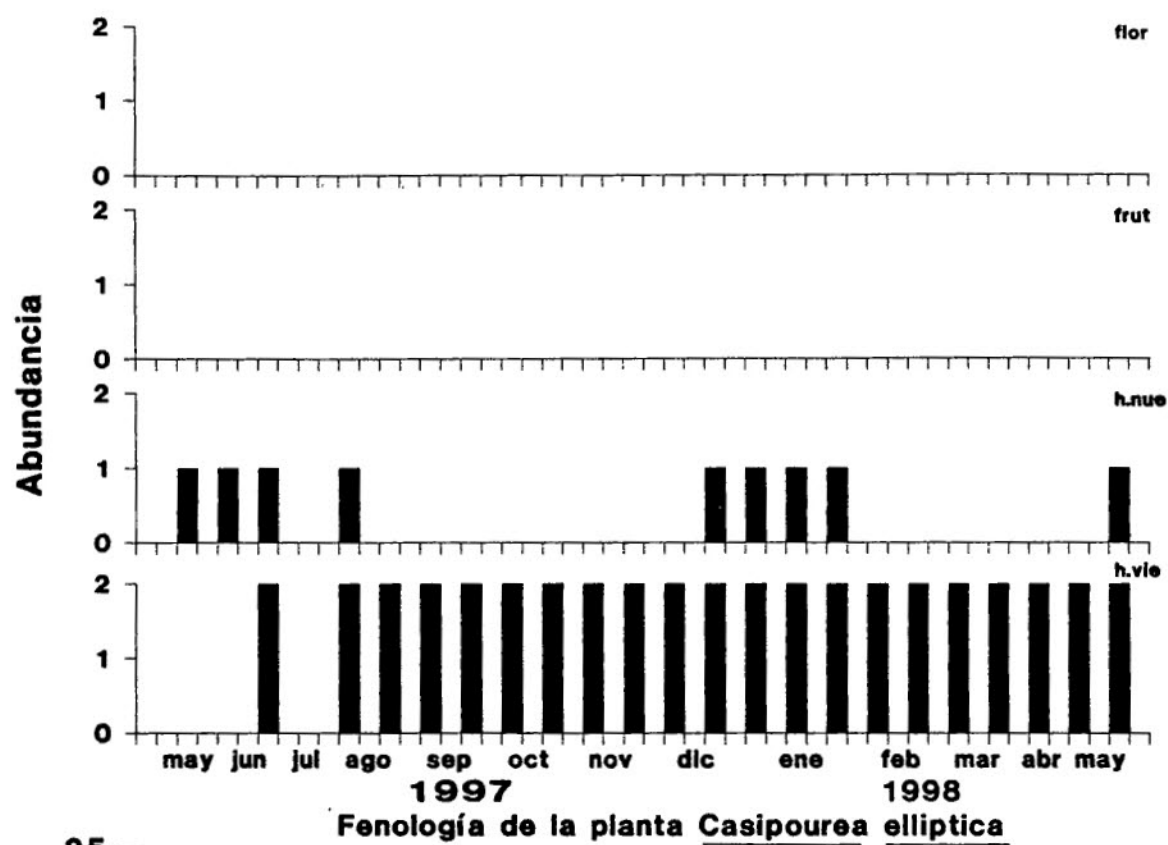


Fig. 96 Abundancia de la morfoespecie #90

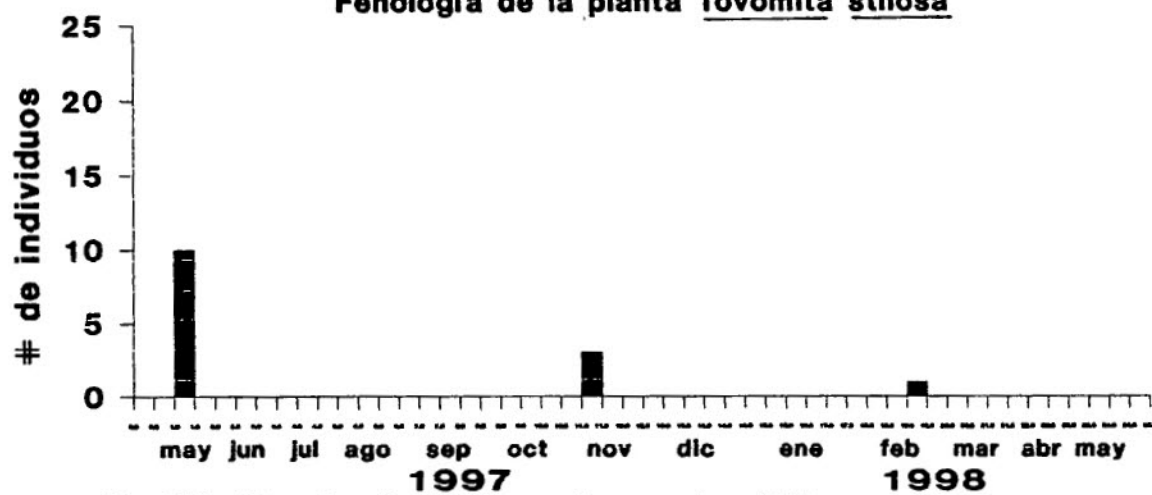
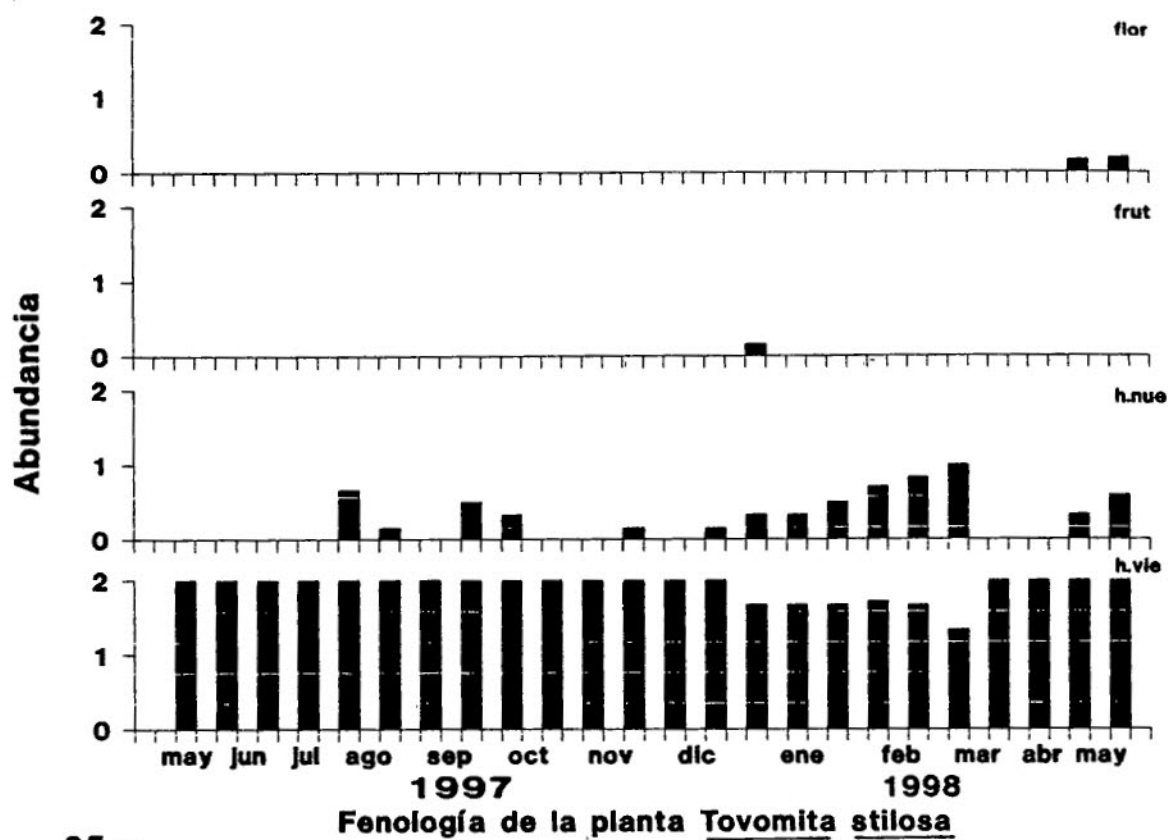


Fig. 97 Abundancia de la morfoespecie #91



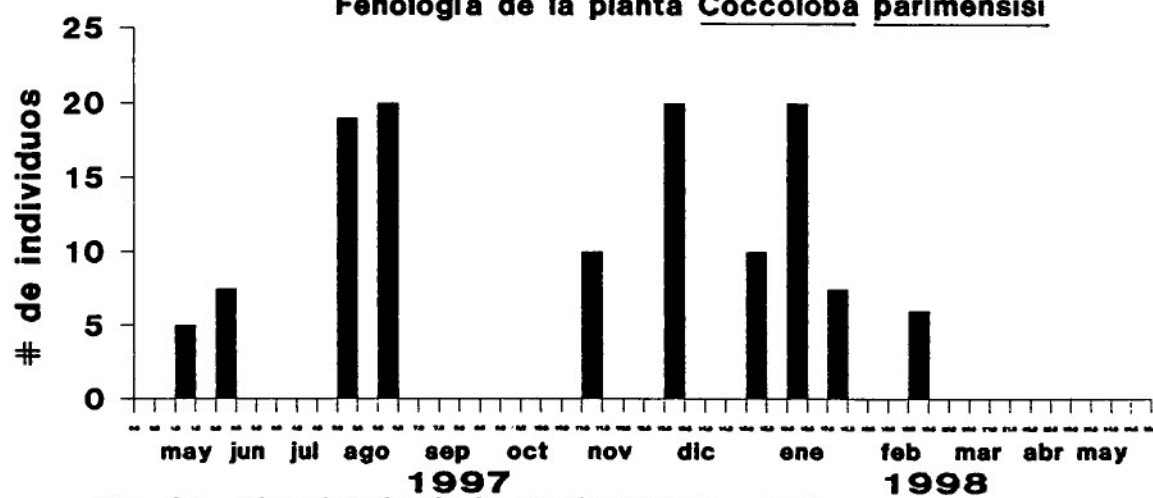
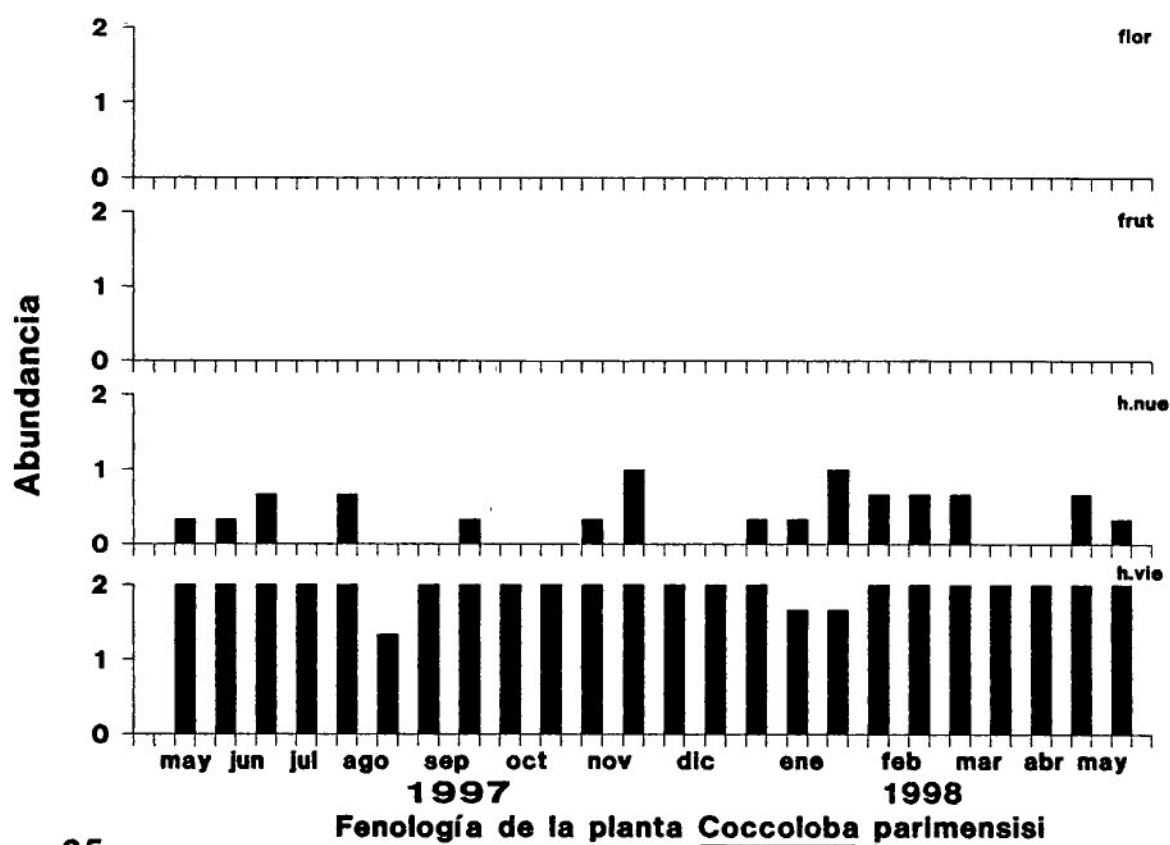
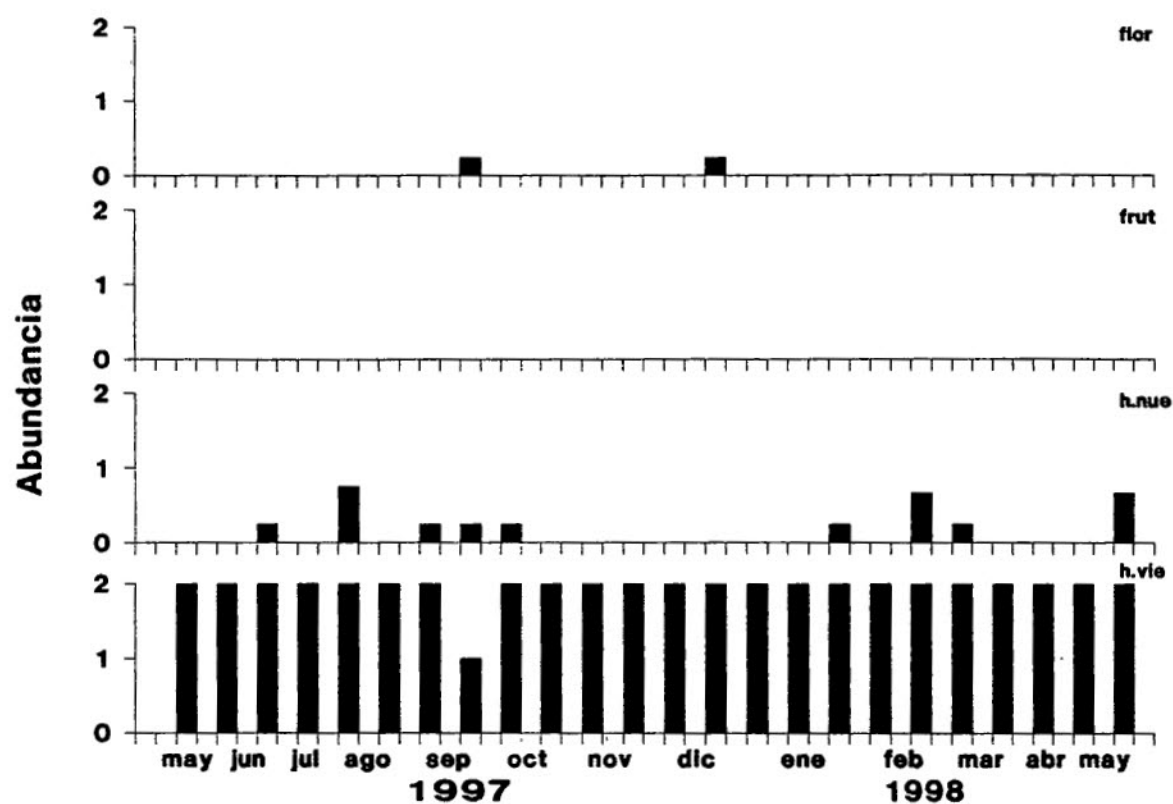


Fig. 98 Abundancia de la morfoespecie #92



Fenología de la planta Brosimum utile

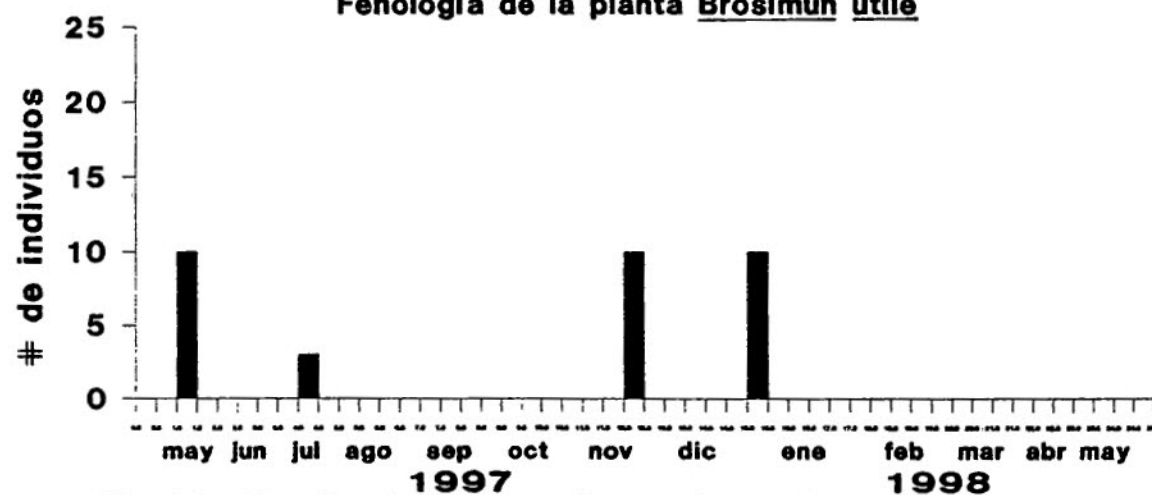
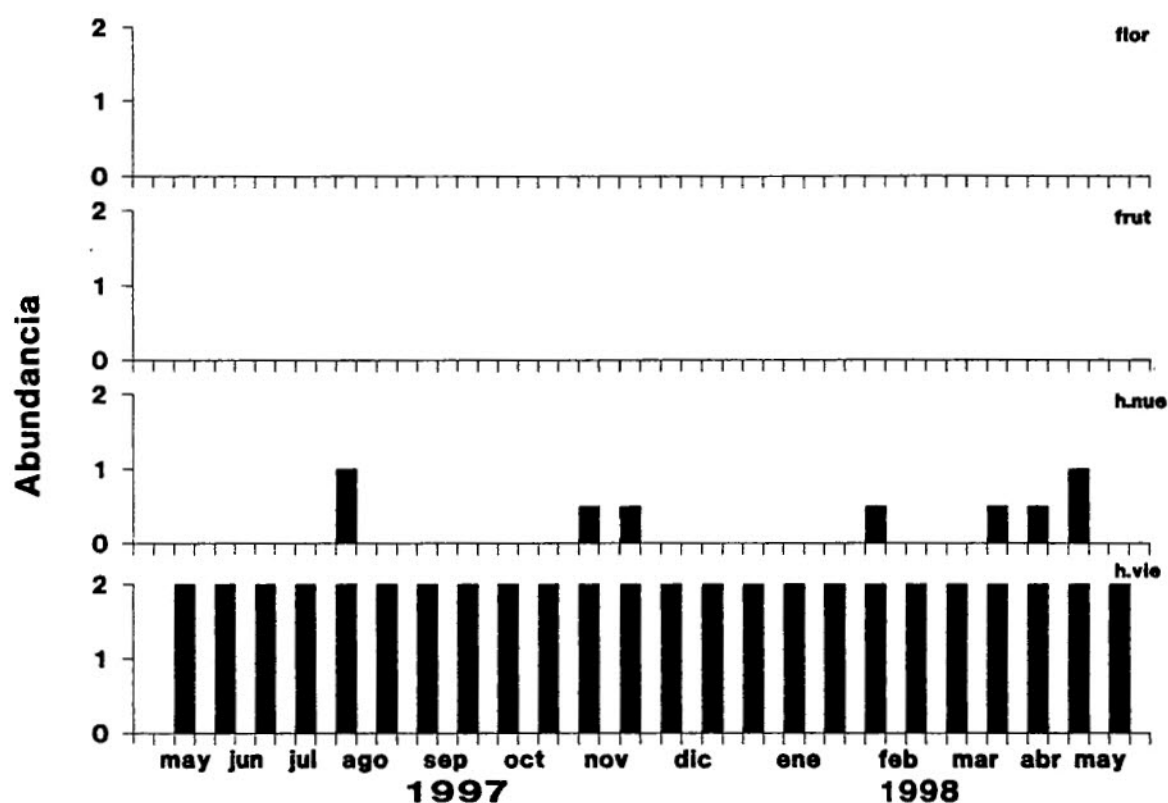


Fig. 99 Abundancia de la morfoespecie #93



Fenología de la planta Inga peizizifera

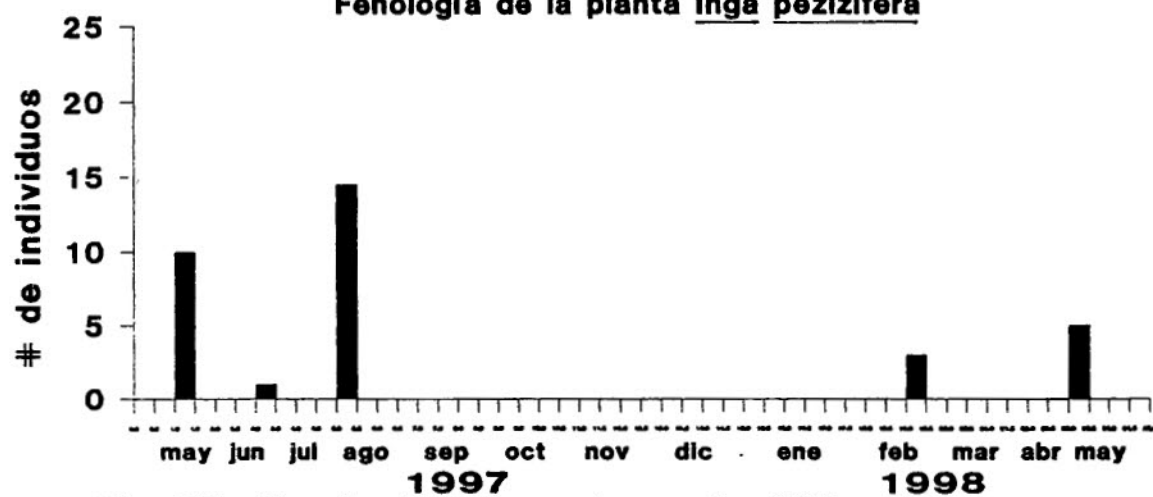
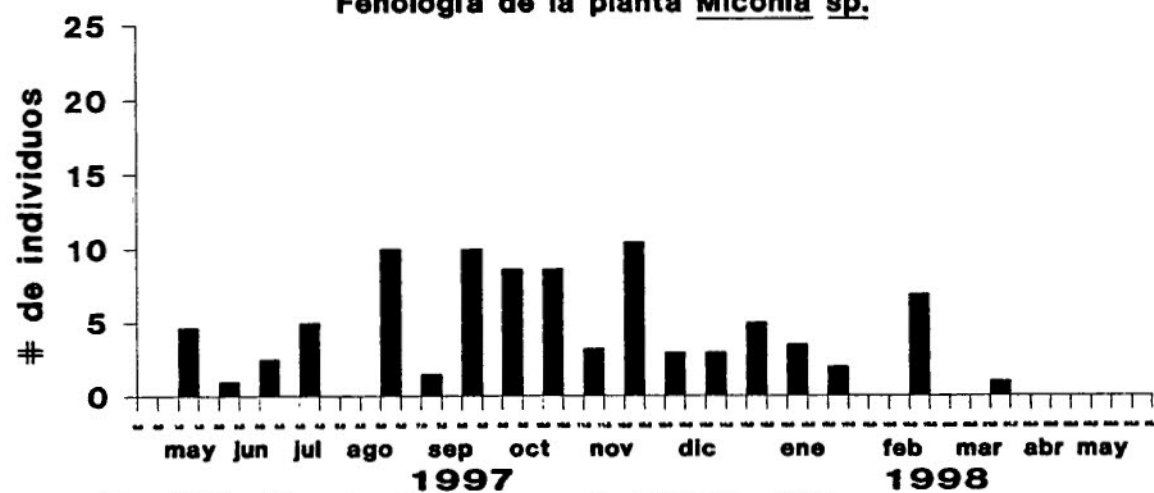
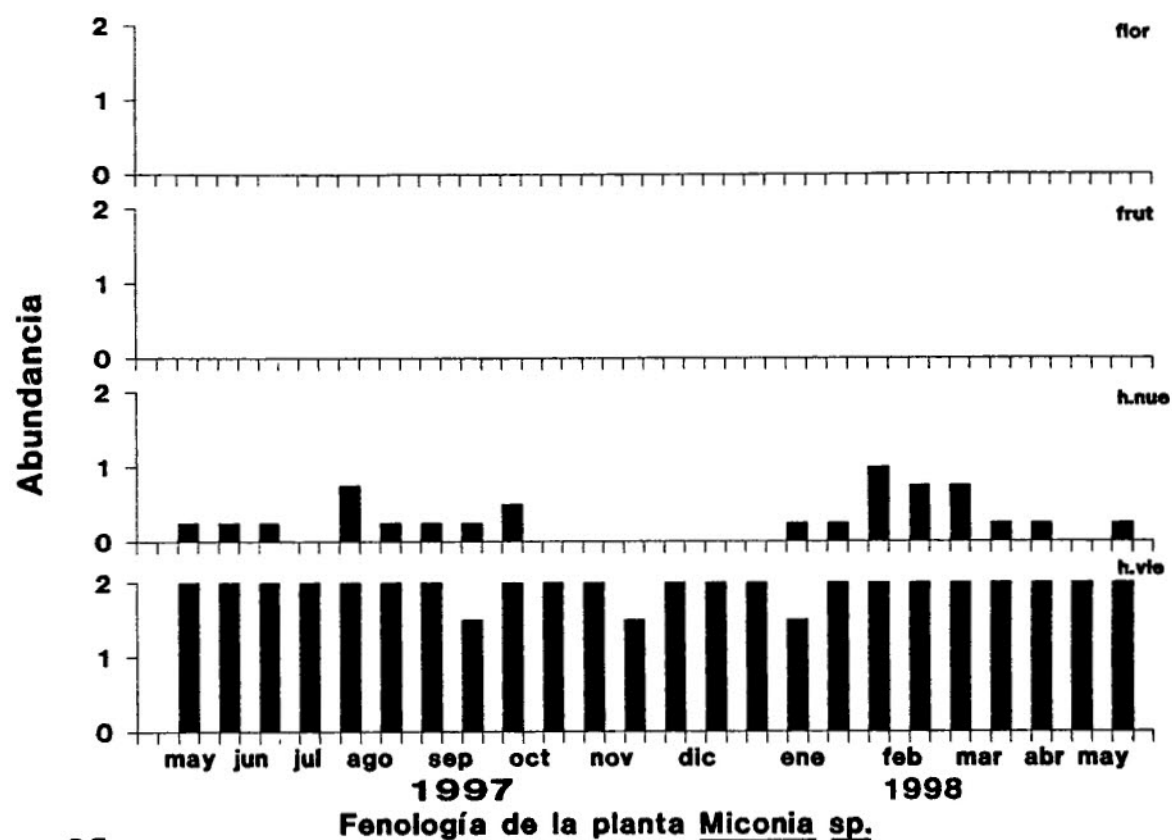


Fig. 100 Abundancia de la morfoespecie #94



**Fig. 101 Abundancia de la morfoespecie #95**

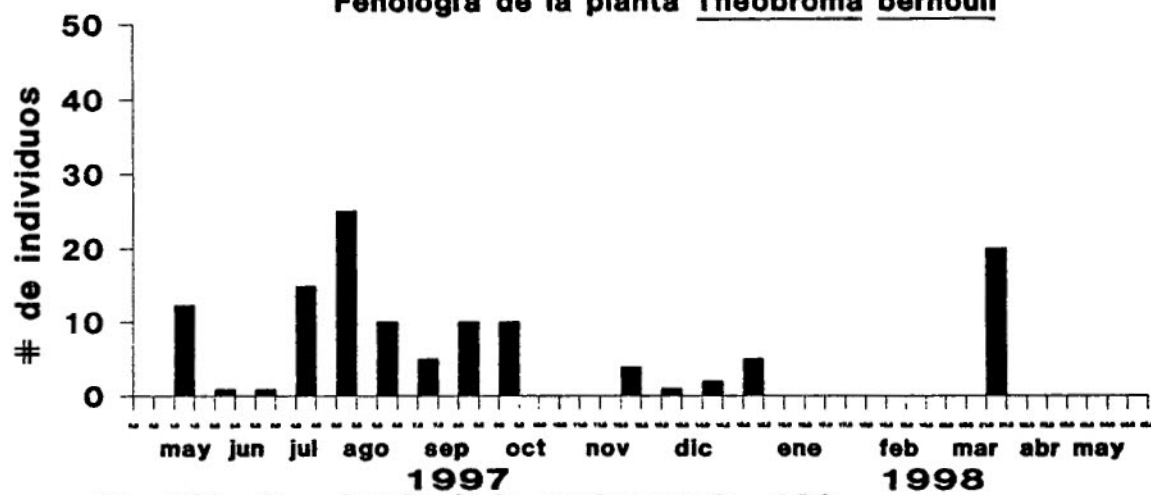
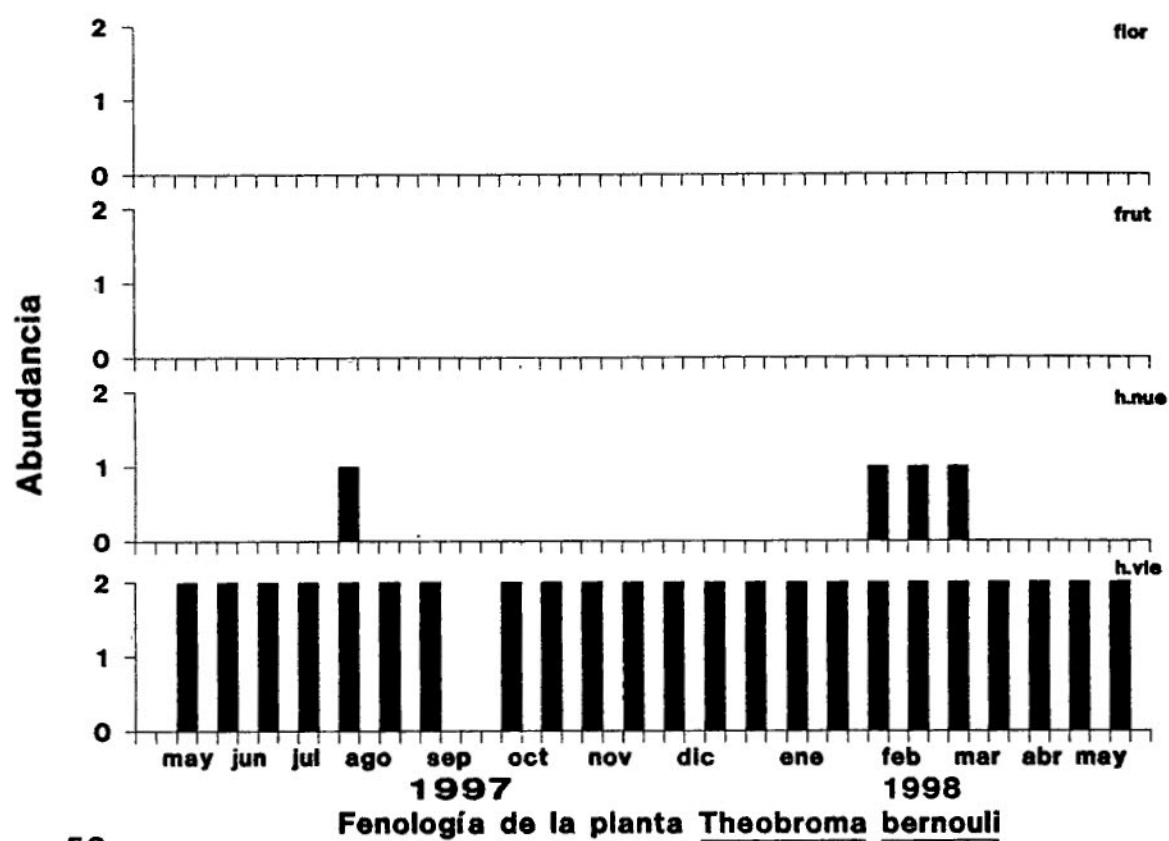


Fig. 102 Abundancia de la morfoespecie #96

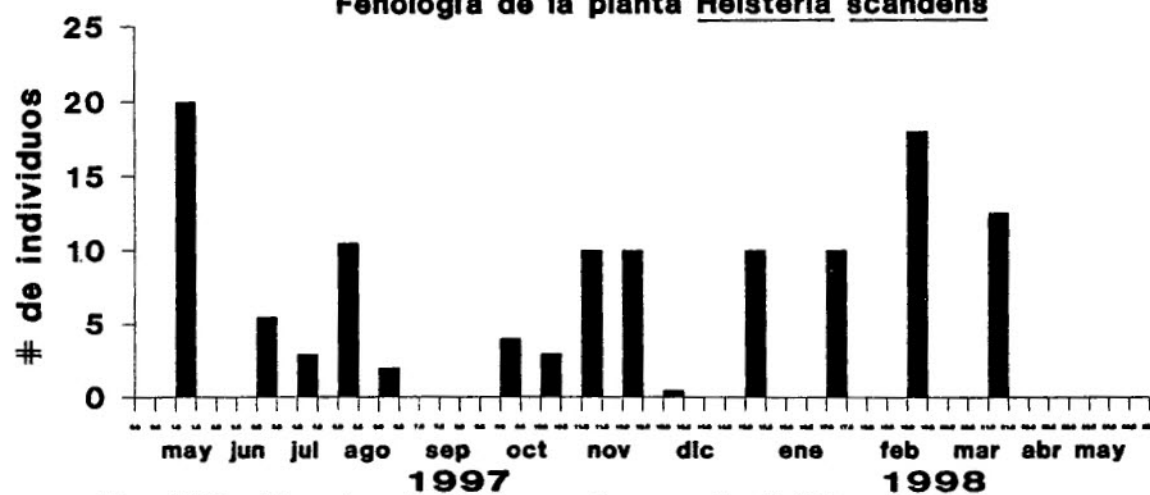
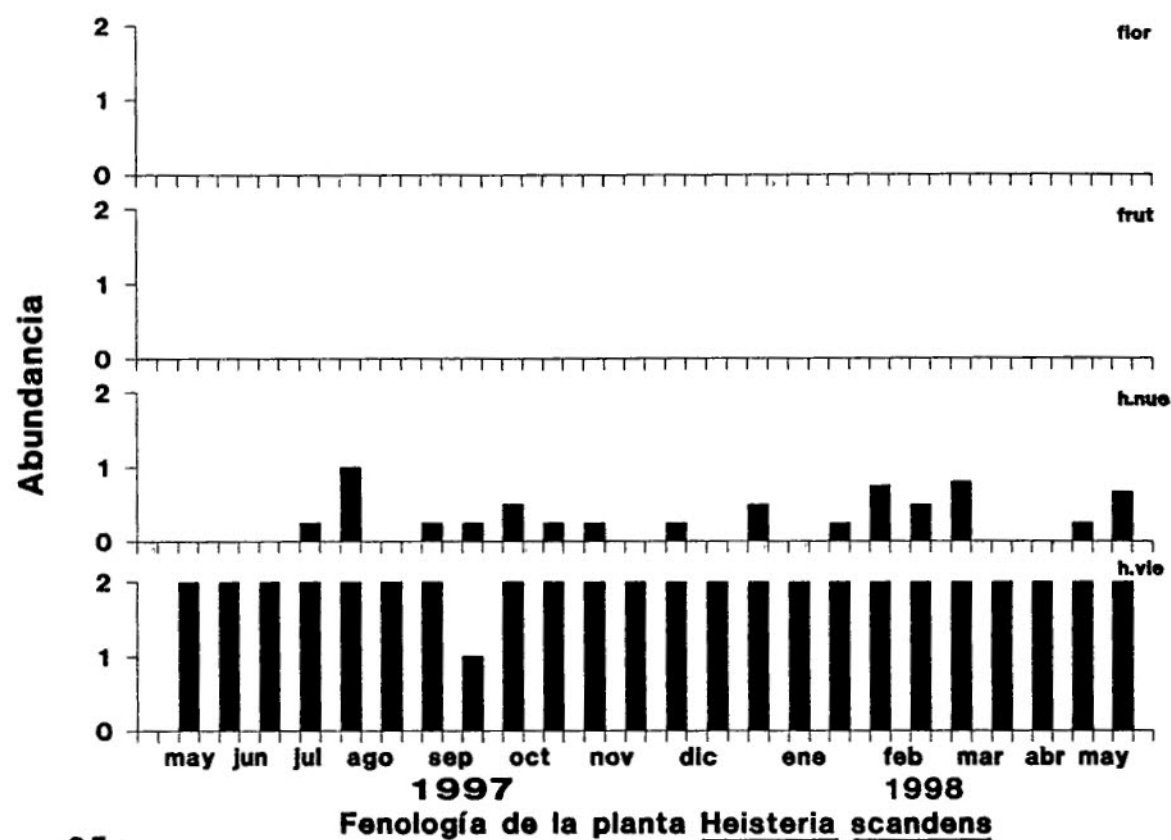


Fig. 103 Abundancia de la morfoespecie # 97

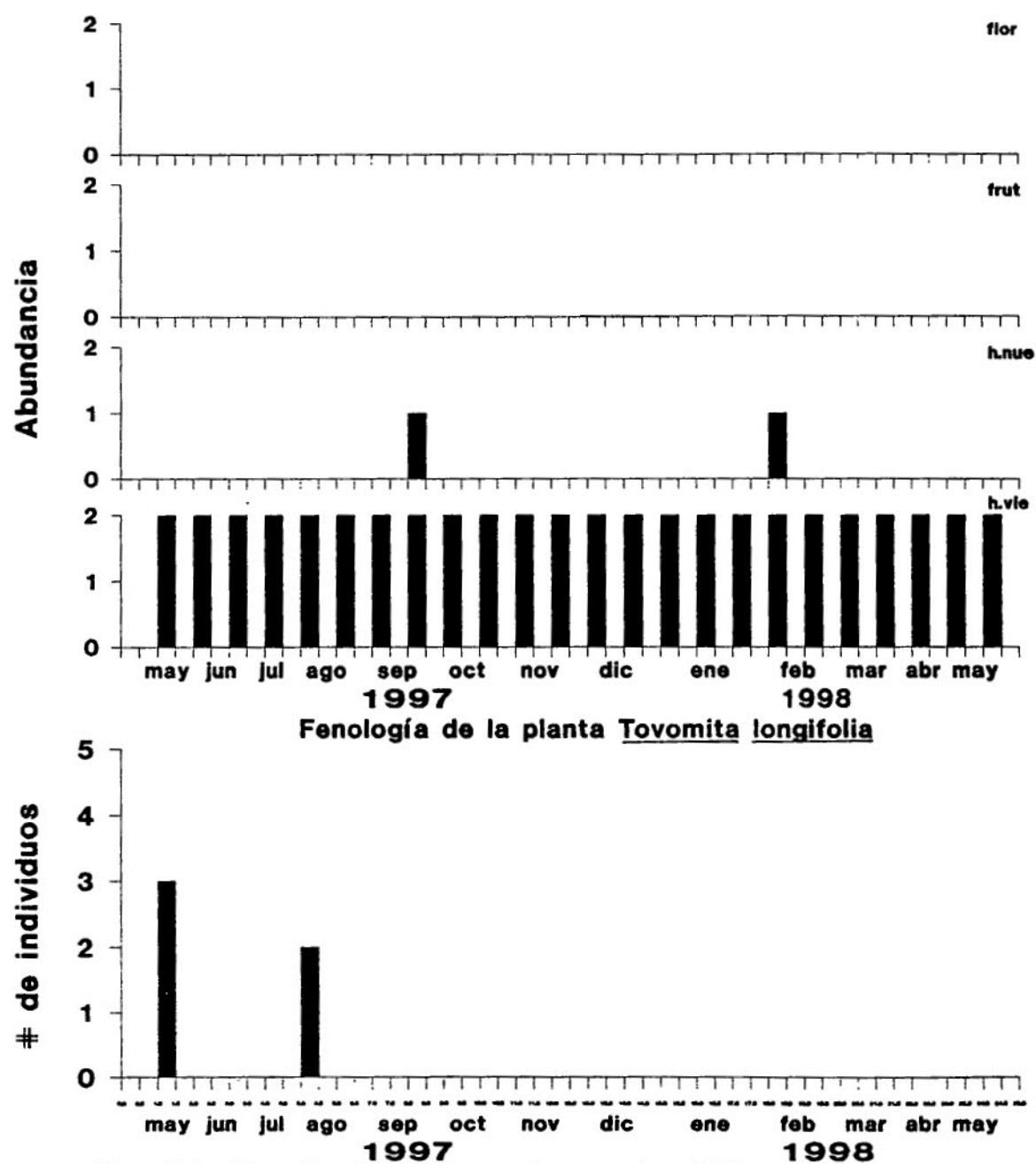


Fig. 104 Abundancia de la morfoespecie #98

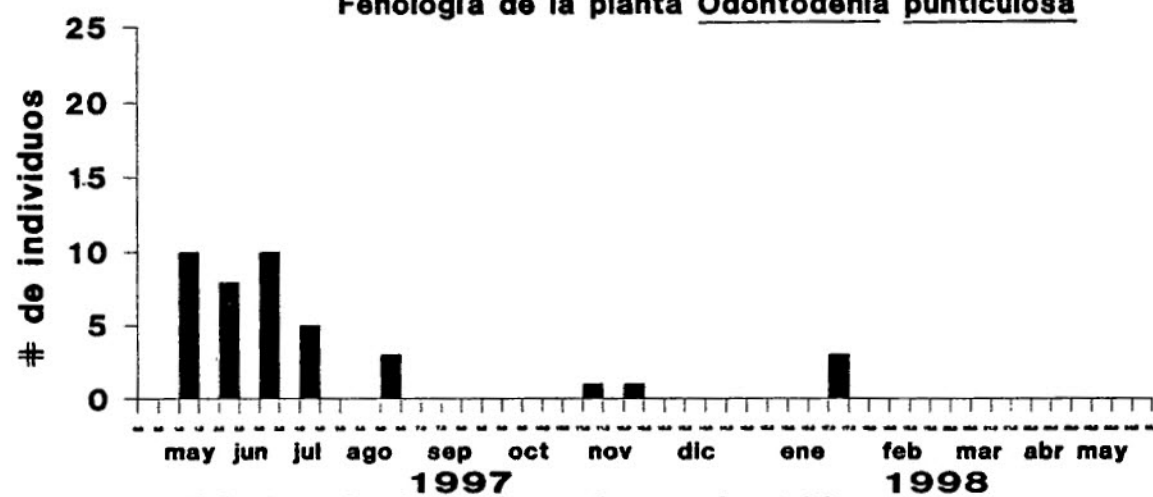
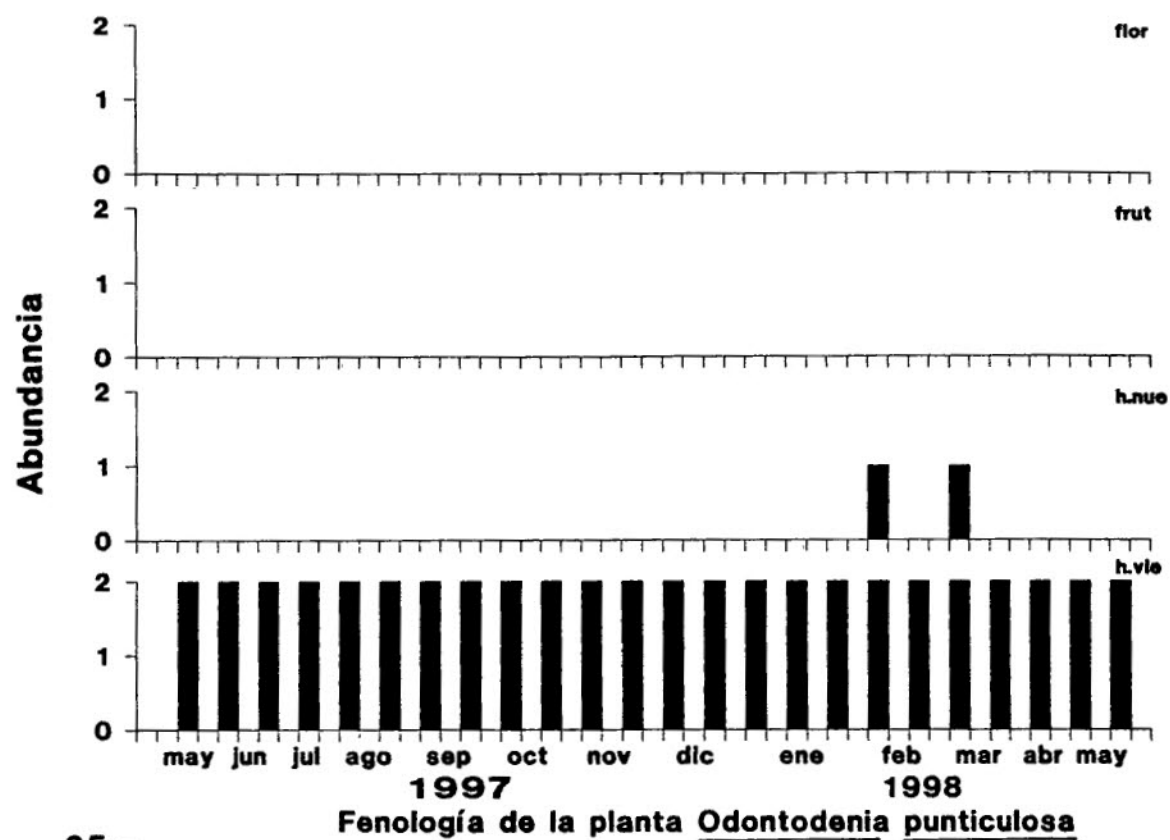


Fig. 105 Abundancia de la morfoespecie #99



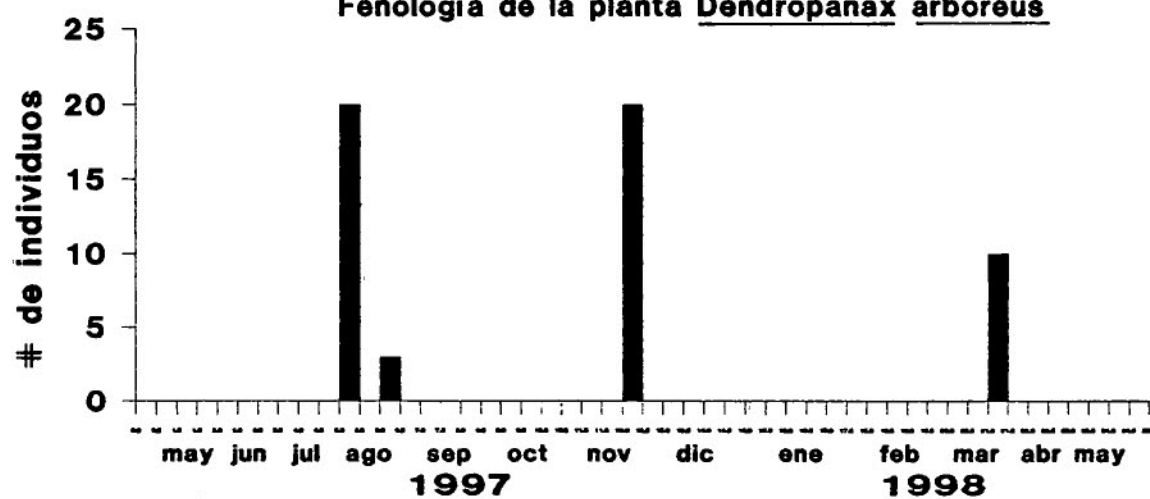
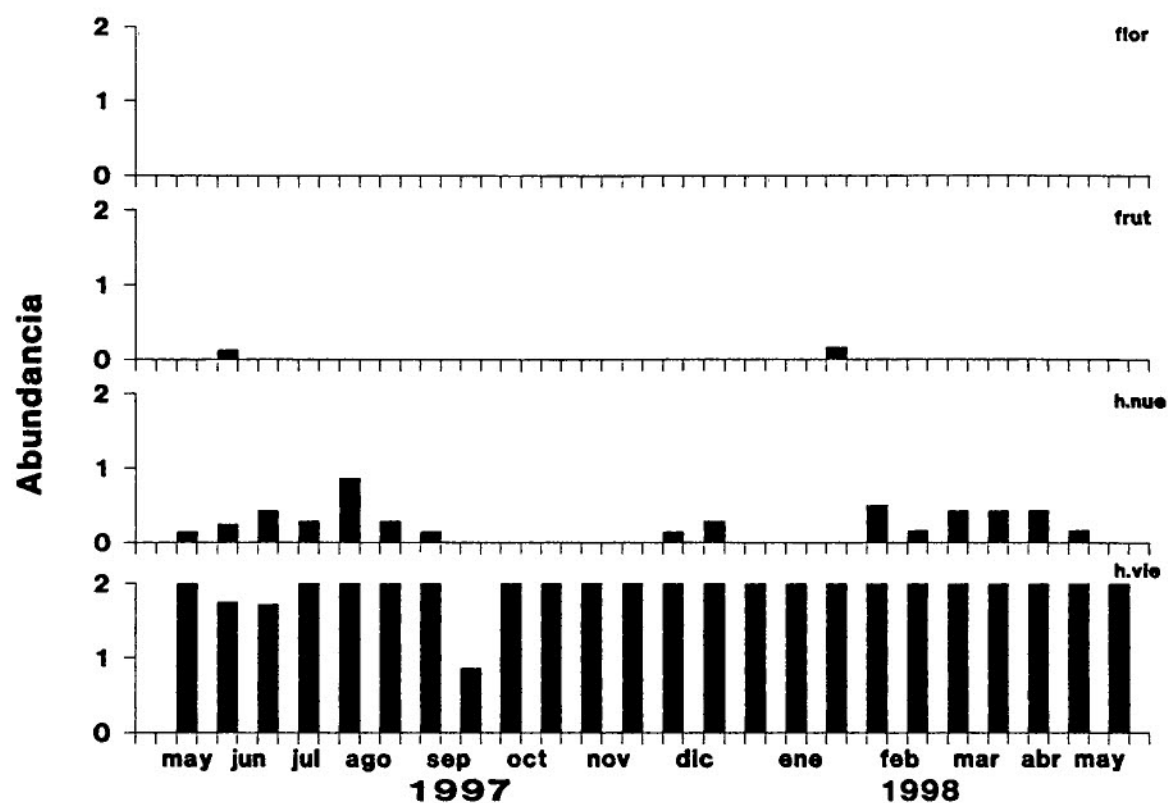
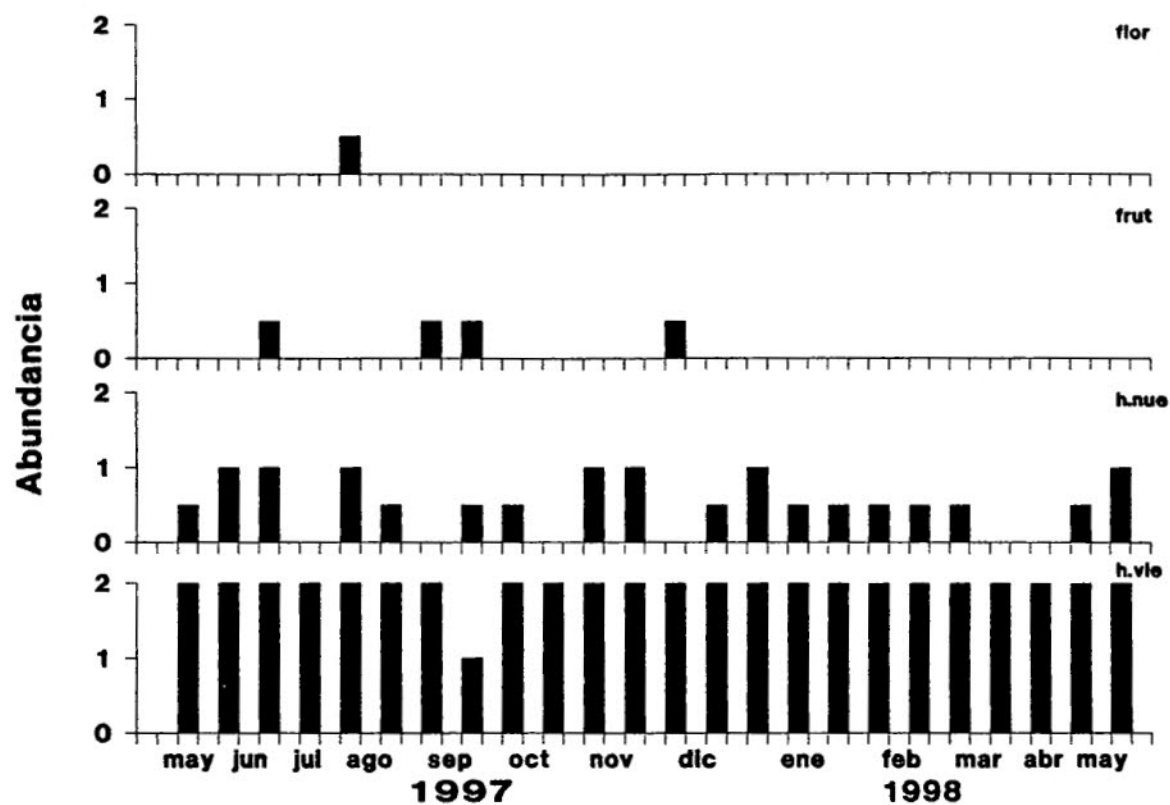


Fig. 106 Abundancia de la morfoespecie #100



Fenología de la planta Psychotria chagrensis

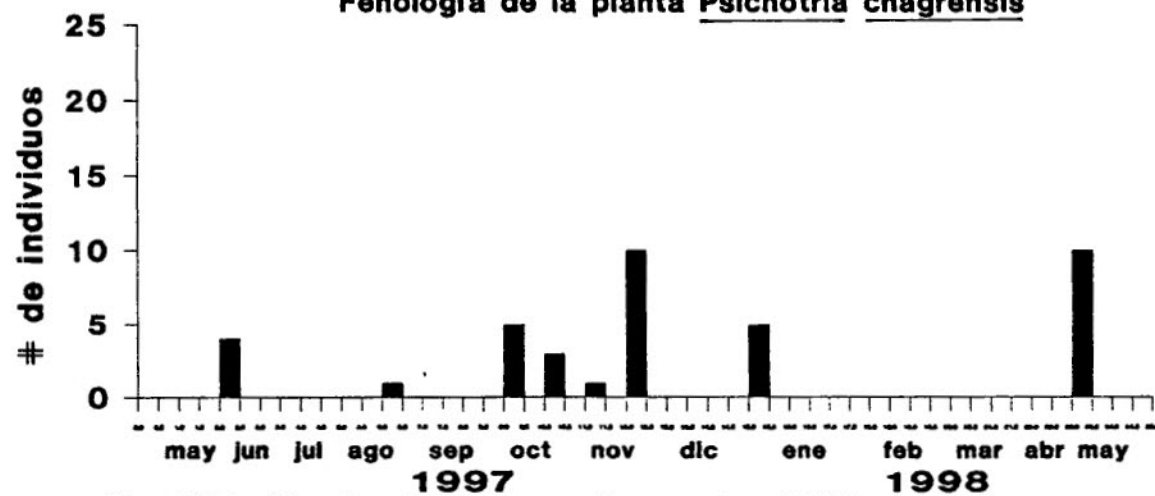


Fig. 107 Abundancia de la morfoespecie #101

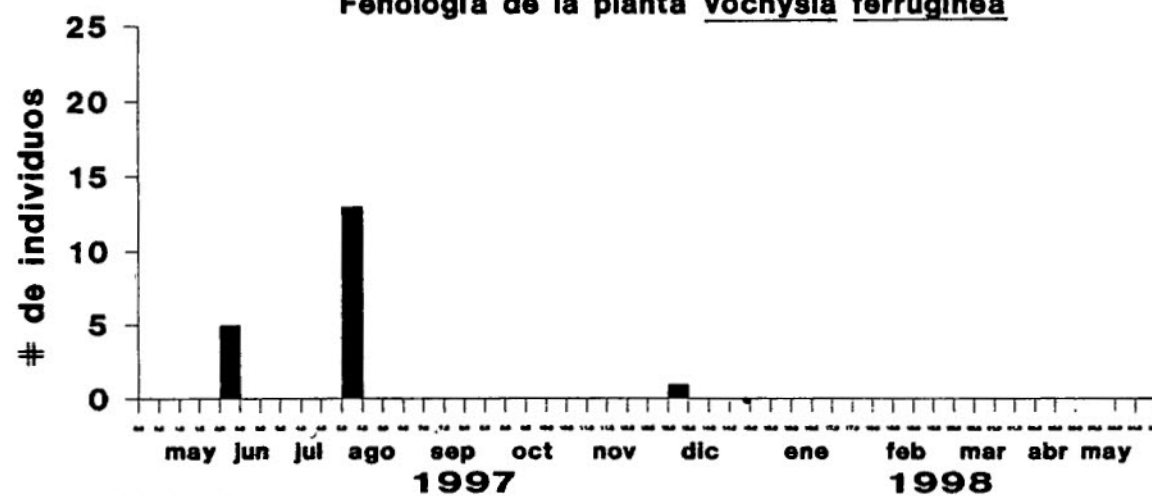
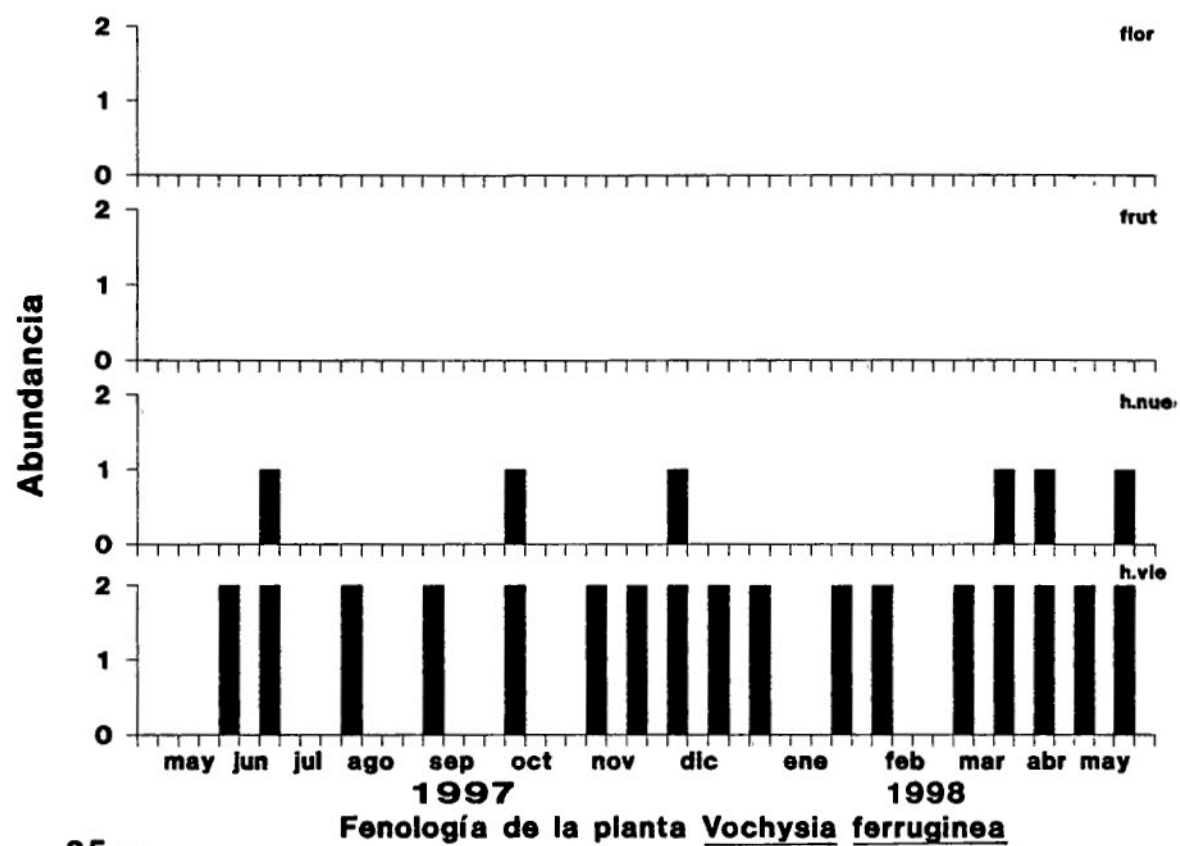


Fig. 108 Abundancia de la morfoespecie #102.

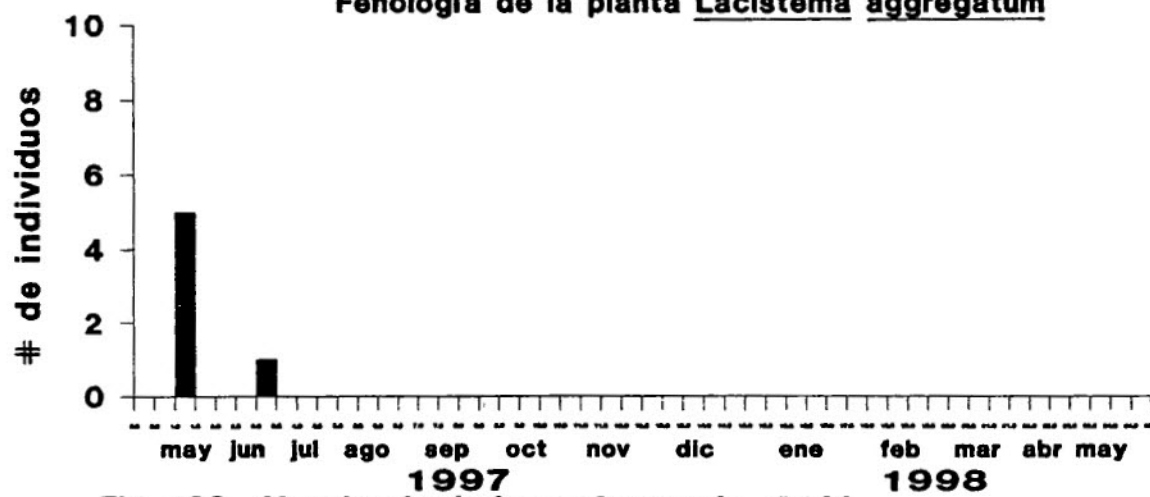
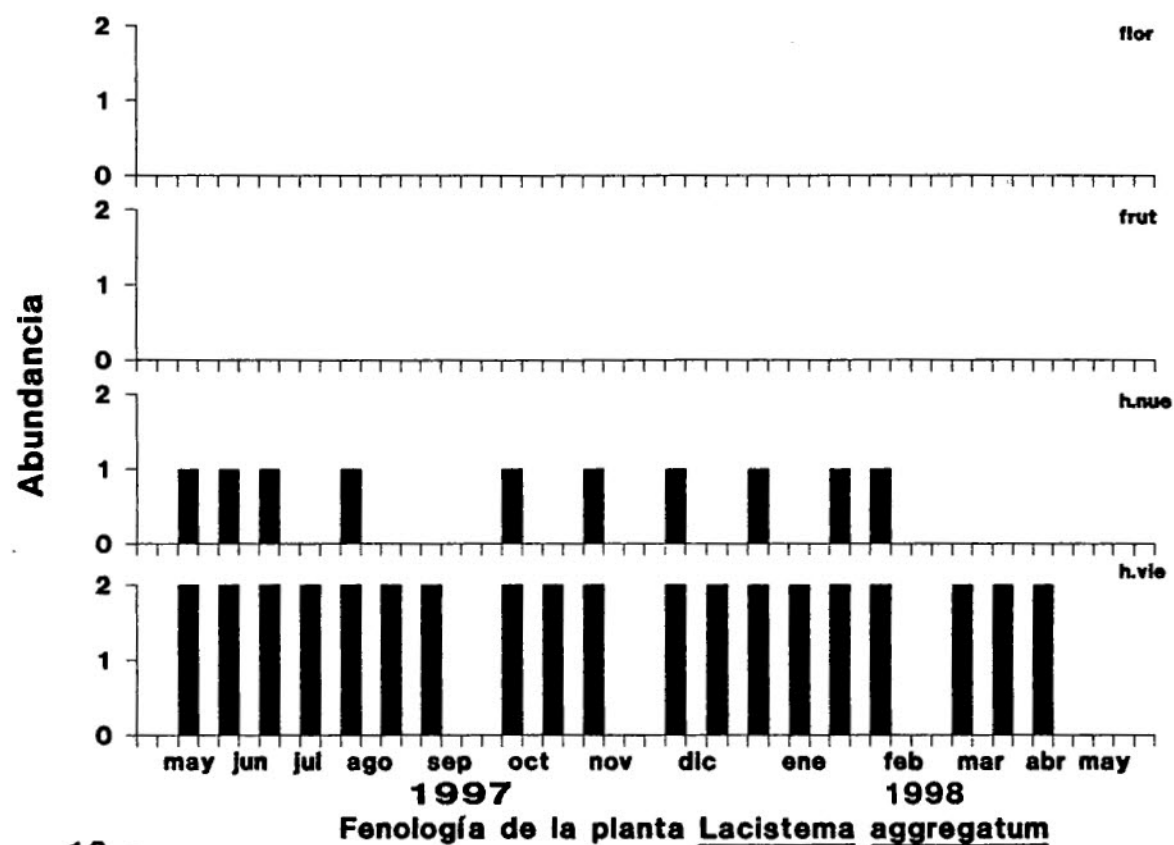


Fig. 109 Abundancia de la morfoespecie #103

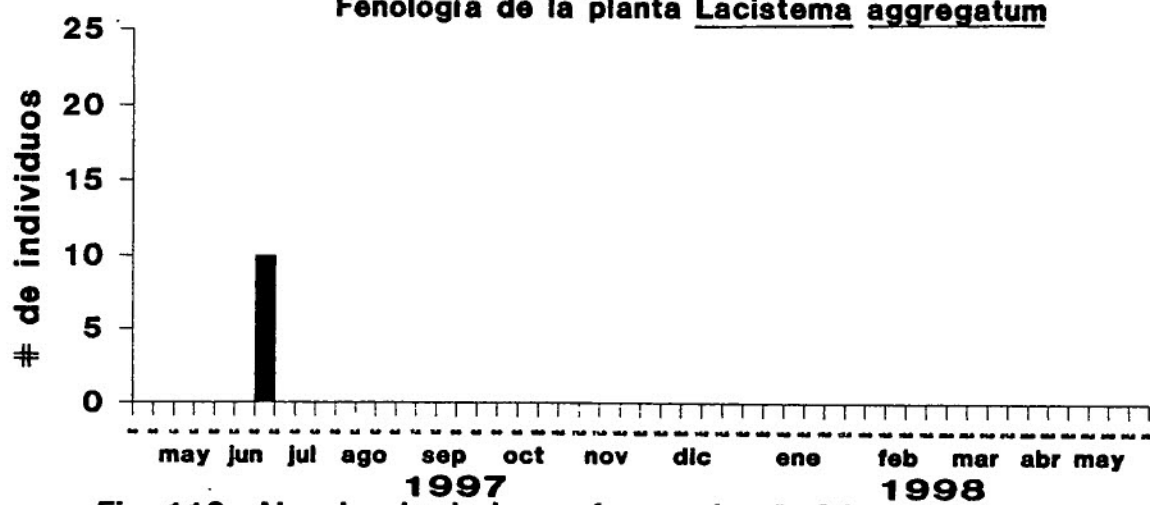
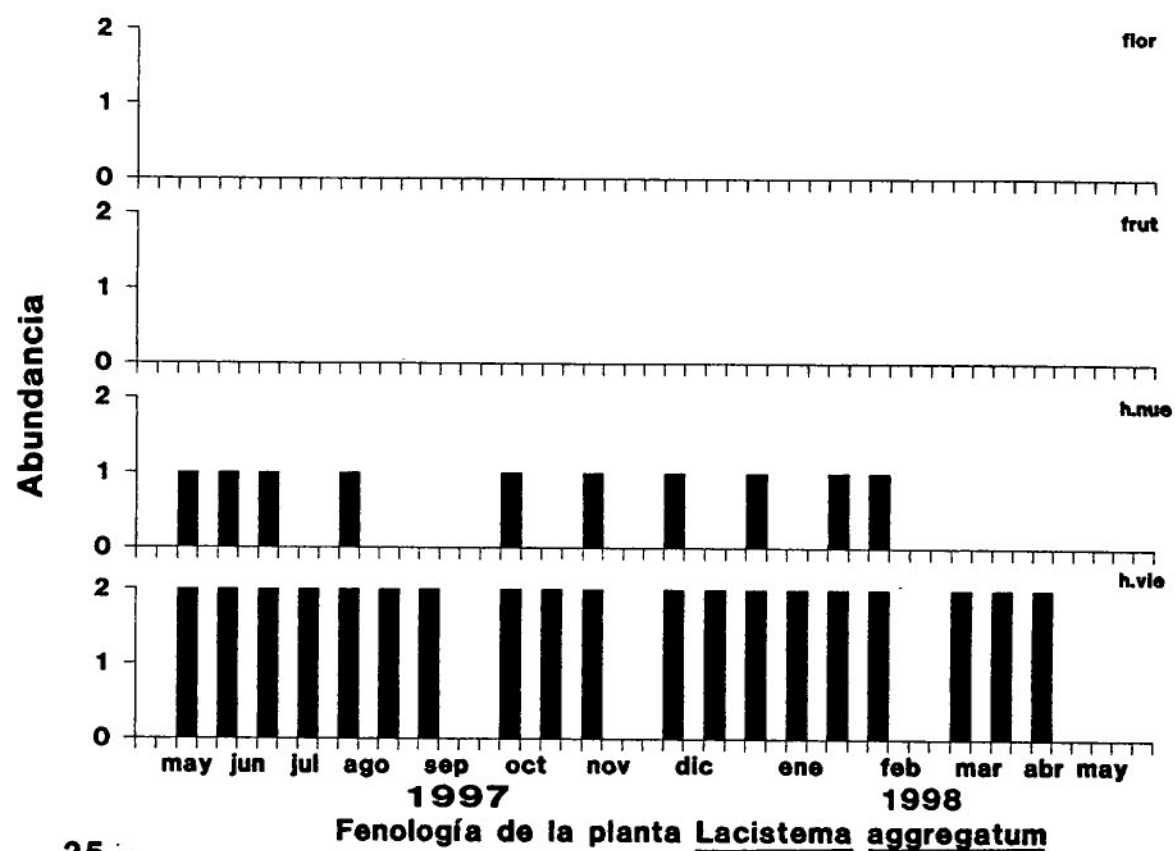


Fig. 110 Abundancia de la morfoespecie #104

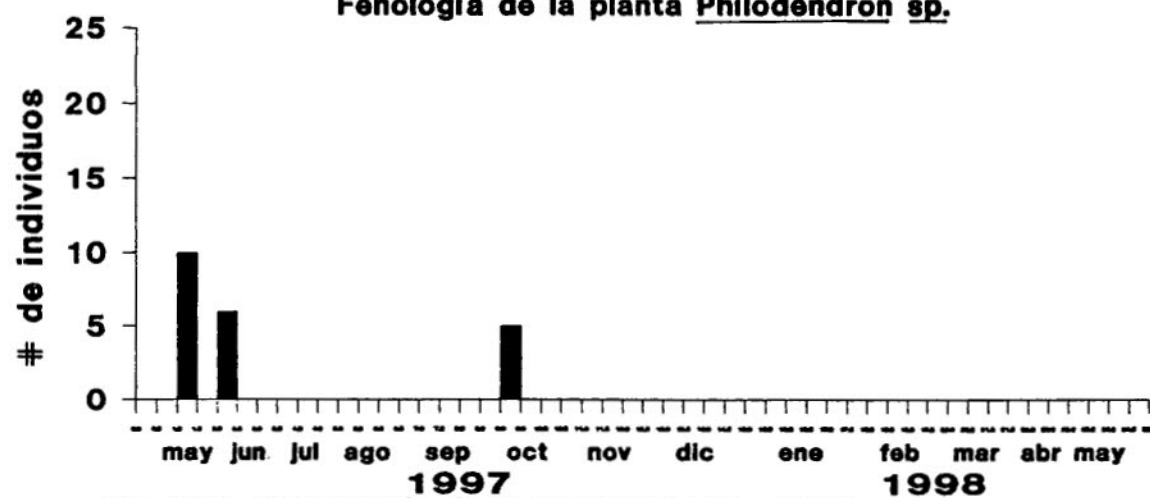
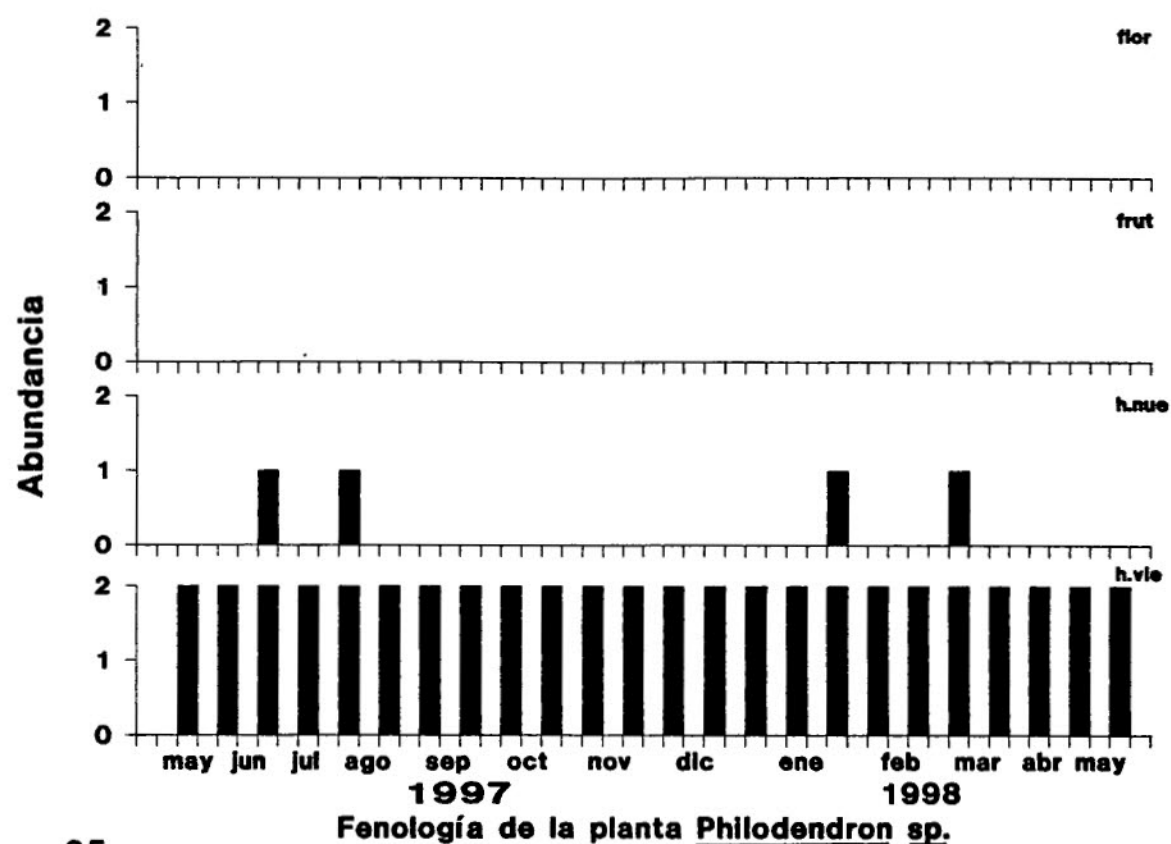


Fig. 111 Abundancia de la morfoespecie #105

**ANEXO II:**  
**ESPECIES DE PLANTAS MUESTREADAS EN CADA UNO DE LOS ESTRATOS**

**PLANTAS DEL SOTOBOSQUE DEL PNM**

<b>FAMILIA</b>	<b>ESPECIE</b>	<b>A.FOLIAR ( cm²)</b>
ANACARDIACEAE	<i>Anacardium excelsum</i>	52.9
ANACARDIACEAE	<i>Astronium graveolens</i>	170.42
ANACARDIACEAE	<i>Spondias mombin</i>	171.92
ANNONACEAE	<i>Annona hayesii</i>	73.09
ANNONACEAE	<i>Annona sp</i>	113.84
APOCYNACEAE	<i>Forsteronia myriantha</i>	xxx
APOCYNACEA	<i>Stemmadenia sp</i>	xxx
APOCYNACEA	<i>Thevetia ahouai</i>	29.57
ARACEAE	<i>Philodendron sp</i>	72.27
ARALIACEAE	<i>Dendropanax sp</i>	130.63
ASTERACEAE	<i>Mikania leiostachya</i>	58.68
BIGNONIACEAE	<i>Arrabidaea chica</i>	27.51
BIGNONIACEAE	<i>Cydista sp</i>	33.62
BIGNONIACEAE	<i>Macfadyena unguis- cati</i>	26.41
BIGNONIACEAE	<i>Paragonia pyramidata</i>	88.35
BIGNONIACEAE	<i>Phryganocydia corymbosa</i>	79.87
BIGNONIACEAE	<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	63.43
LEGUMINOSAE	<i>Pithecelobium sp</i>	145.72
BIGNONIACEAE	<i>Tabebuia rosea</i>	122.58
COMBRETACEAE	<i>Combretum decandrum</i>	90.87
COMBRETACEAE	<i>Combretum panamensis</i>	98.31
COMBRETACEAE	<i>Combretum sp</i>	68.8
CUCURBITACEAE	<i>Cayaponia sp</i>	32.48
CUCURBITACEAE	<i>Cucurita desconocido</i>	57.05
DESC 40T1	<i>desconocido</i>	40.03
DESC	<i>Laurersp</i>	xxx
DESC	<i>Paquistera sp</i>	30.27
DILLENACEAE	<i>Dolioscarpus major</i>	29.05
DILLENACEAE	<i>Dolioscarpus multiflorus</i>	60.5
DILLENACEAE	<i>Tetracera portobellensis</i>	69.9
DILLENACEAE	<i>Tetracera sp</i>	78.82
FLACOURTIACEAE	<i>Flacourtiaceae</i>	60.73
GRAMINIAE	<i>Chusquea simpliciflora</i>	45.94
LACISTEMATACEAE	<i>Lacistema aggregatum</i>	27.69
LAURACEAE	<i>Lauraceae</i>	37.46
LAURACEAE	<i>Nectandra sp</i>	113.26
LAURACEAE	<i>Phoebe mexicana</i>	103.11
LEGUMINOSAE	<i>Albizia sp</i>	227.39
LEGUMINOSAE	<i>Andira inermis</i>	213.15
LEGUMINOSAE	<i>Desmodium sp</i>	xxx
LEGUMINOSAE	<i>Dioclea sp</i>	xxx
LEGUMINOSAE	<i>Heliconia sp</i>	1319.89
LEGUMINOSAE	<i>Inga sp 1</i>	294.74
LEGUMINOSAE	<i>Inga cocleensis</i>	276.76
LEGUMINOSAE	<i>Inga sp2</i>	xxx
LEGUMINOSAE	<i>Leguminosae</i>	229.85
LEGUMINOSAE	<i>Machaerium riparum</i>	16.02
LEGUMINOSAE	<i>Prionia copaifera</i>	104.18
LEGUMINOSAE	<i>Rhynchosia pyramidalis</i>	xxxxx
LEGUMINOSAE	<i>Senna sp</i>	35.42
MALPIGHIACEAE	<i>Hiraea reclinata</i>	54.7
MENISPERMACEAE	<i>Odontocarya sp</i>	xxxxx
MORACEAE	<i>Castilla elastica</i>	159.21
MYRTACEAE	<i>Eugenia sp</i>	32.9
MYRTACEAE	<i>Stylogyne sp</i>	73.45



**PLANTAS DEL SOTOBOSQUE DEL PNM (Continuación)**

MYRTZACEAE	<i>Stylogyne standleyi</i>	72
PIPERACEAE	<i>Piper aequale</i>	24 22
PIPERACEAE	<i>Piper desconocido</i>	65.1
PIPERACEAE	<i>Piper dilatatum</i>	30.05
PIPERACEAE	<i>Piper pubistipulum</i>	28 47
PIPERACEAE	<i>Piper reticulatum</i>	221.196
PALMAE	<i>Oenocarpus</i>	407 66
RHAMNACEAE	<i>Gouania sp</i>	43.85
ROSACEAE	<i>Hirtella racemosa</i>	16.79
RUBIACEAE	<i>Alibertia edulis</i>	30.97
RUBIACEAE	<i>Alseis blackiana</i>	186.74
RUBIACEAE	<i>Antirhea sp</i>	15.3
RUBIACEAE	<i>Posoqueria latifolia</i>	101.42
RUBIACEAE	<i>Psychotria pubescens</i>	49.35
RUBIACEAE	<i>Psychotria sp</i>	50 58
RUBIACEAE	<i>Chomelia sp</i>	33.01
RUBIACEAE	<i>Rubiaceae 2</i>	60 21
RUBIACEAE	<i>Tocoyena pittieri</i>	147.25
SAPINDACEAE	<i>Cupania latifolia</i>	149 63
SAPINDACEAE	<i>Cupania sp</i>	155.73
SAPINDACEAE	<i>Matayba sp</i>	26.95
SAPINDACEAE	<i>Serjania mexicana</i>	216 81
SAPOTACEAE	<i>Chrysophyllum cainito</i>	46 34
SIMAROUBACEAE	<i>Picramnia latifolia</i>	190.23
TILIACEAE	<i>Luehea sp</i>	xxxxx
TILIACEAE	<i>Placa 3960</i>	46 38
VITACEAE	<i>Cissus sp</i>	15.72
ZINGIBERACEAE	<i>Costus allenii</i>	110.5
ZINGIBERACEAE	<i>Costus sp</i>	169 9
DESC 36T2		105 11
	<b>TOTAL</b>	<b>8360.206</b>

**PLANTAS DEL DOSEL DEL PARQUE NATURAL METROPOLITANO**

<b>FAMILIA</b>	<b>ESPECIE</b>	<b>A.FOLIAR ( cm²)</b>
ANACARDIACEAE	<i>Astronium graveolens</i>	122.42
ANACARDIACEAE	<i>Anacardium excelsum</i>	148.5
ANACARDIACEAE	<i>Spondias mombin</i>	171.92
ANNONACEAE	<i>Annona sp.</i>	1903.5
ARACEAE	<i>Philodendron sp1</i>	189.42
ARALIACEAE	<i>Didymopanax morototoni</i>	782.57
ARISTOLOCHIACEAE	<i>Aristolochia chapmaniana</i>	154.3
ARISTOLOCHIACEAE	<i>Aristolochia inflata</i>	29.91
ASTERACEAE	<i>Mikania leiostachya</i>	95.28
BIGNONIACEAE	<i>Amphilophium paniculatum</i>	111.98
BIGNONIACEAE	<i>Stizophillum riparium</i>	353.94
BIGNONIACEAE	<i>Arrabidaea chica</i>	78.82
BIGNONIACEAE	<i>Arrabidaea patellifera</i>	81.83
BIGNONIACEAE	<i>Phryganocydia corymbosa</i>	29.91
BIGNONIACEAE	<i>Phyganocydia sp.</i>	22 1
BIGNONIACEAE	<i>Pseudobombax septenatum</i>	265 95
BIGNONIACEAE	<i>Cordia alliodora</i>	86.14
CROMBRETACEAE	<i>Combretum fruticosum</i>	18.1
CROMBRETACEAE	<i>Combretum decandrum</i>	16.76
CONVOLVULACEAE	<i>Bonamia maripoides</i>	59.49
CONVOLVULACEAE	<i>Jaguemontia hirtitella</i>	36.34
CONVOLVULACEAE	<i>Bonamia sp.</i>	50.3
CONVOLVULACEAE	<i>Convolvulaceae</i>	59.12
DILLENIACEAE	<i>Dolioscarpus major</i>	42.4
DILLE NIACEAE	<i>Tetracera volubilis</i>	80.09
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha sp</i>	50 2
HIPPOCRATACEA	<i>Pentassa pruinosa</i>	57.69
LACISTEMATACEAE	<i>Lacistema aggregatum</i>	123.18
LAURACEAE	<i>Nectandra cuspidata</i>	25 82
LAURACEAE	<i>Phoebe mexicana</i>	50.94
LEGUMINOSAE	<i>Entemlobium cyclocarpum</i>	260.71
LEGUMINOSAE	<i>Calopogonium coeruleum</i>	114 6
LEGUMINOSAE	<i>Albizia adinocephala</i>	35.84
LORANTHACEAE	<i>Psittcanthus chrismarni</i>	20 44
MALPIGHIACEAE	<i>Stigmaphyllon hypargyreum</i>	73 64
MORACEAE	<i>Castilla elastica</i>	172.5
MORACEAE	<i>Ficus insipida</i>	128 59
MORACEAE	<i>Cecropia longipes</i>	918.19
MORACEAE	<i>Cecropia obtusifolia</i>	411.64
MORACEAE	<i>Cecropia peltata</i>	415.03
MORACEAE	<i>Ficus sp</i>	86.57
PASSIFLORACEAE	<i>Passiflora vitifolia</i>	73.32
POLYGALACEA	<i>Securidaca tenuifolia</i>	43.62
RHAMNACEAE	<i>Gouania lupuloides</i>	39.38
RUBIACEAE	<i>Antirhea trichantha</i>	68.35
SAPINDACEAE	<i>Sejania mexicana</i>	181.39
SAPINDACEAE	<i>Cupania latifolia</i>	66.49
SAPOTACEAE	<i>Chrysophyllum cainito</i>	56.897
SOLANACEAE	<i>Cestrum latifolium</i>	253 18
TILIACEAE	<i>Luehea seemannii</i>	48.86
TILIACEAE	<i>Luehea speciosa</i>	128.65
VITACEAE	<i>Vitis tilifolia</i>	89 04
APOCIANACEAE		225.06
	<b>TOTAL</b>	<b>9352.131</b>

# PLANTAS DEL SOTOBOSQUE DE SHERMAN

FAMILIA	ESPECIE	A. FÓLIAR (cm <sup>2</sup> )
ANNONACEAE	<i>Unonopsis panamensis</i>	100.37
APOCYNACEA	<i>Aspidosperma cruenta</i>	xxx
APOCYNACEA	<i>Sp</i>	278.59
ARACEAE	<i>Philodendrum sp</i>	123.4
ARACEAE	<i>Philodendrum caldenenses</i>	192.39
ARACEAE	<i>Philodendron subg. Pteromishum</i>	186.66
ARALIACEAE	<i>Dentropanax arboreus o</i>	206.81
ARALIACEAE	<i>Dendropanax arboreum</i>	84.3
BIGNONIACEAE	<i>Bignoniaceae</i>	xxx
BIGNONIACEAE	<i>Cydista sp</i>	31
BIGNONIACEAE	<i>Sp</i>	xxx
CLUSIACEAE	<i>Tovomita stylosa</i>	64.34
CLUSIACEAE	<i>Marila laxiflora</i>	539.73
CLUSIACEAE	<i>Tovomita longifolia</i>	1103.44
CLUSIACEAE	<i>Garcinia madriño</i>	48.36
DILLENIACEAE	<i>Tetracera sp</i>	31.09
DILLENIACEAE	<i>Dolioscarpus sp</i>	124.18
EBENACEAE	<i>Diospyrus artanthifolia</i>	58.47
EPHORBIACEAE	<i>Croton bilvergianus</i>	145.66
EPHORBIACEAE	<i>Pera arborea</i>	148.26
LACISTEMATACEAE	<i>Lacistema agregatum</i>	xxx
LEGUMINOSAE	<i>Inga pezizifera</i>	xxx
LEGUMINOSAE	<i>Tachigalla versicolor</i>	62.12
LEGUMINOSAE	<i>Inga vera</i>	xxx
LEGUMINOSAE	<i>Inga sp 1</i>	xxx
LEGUMINOSAE	<i>Inga sp 2</i>	971.84
LEGUMINOSAE	<i>Inga cocloensis</i>	xxx
LILIACEAE	<i>Smlax panamensis</i>	xxx
MELASTOMATACEAE	<i>Miconia sp</i>	45.98
MELASTOMATACEAE	<i>Miconia andigulata</i>	76.41
MELIACEAE	<i>Carapa quianensis</i>	107
MORACEAE	<i>Pouruma bicolor</i>	1083.6
MORACEAE	<i>Brosimum utile</i>	57.51
MORACEAE	<i>Perebea xanthochyma</i>	xxx
MYRISTICACEAE	<i>Virola sp.</i>	104.66
MYRISTICACEAE	<i>Virola multiflora</i>	32.47
MYRITICACEAE	<i>Calyptanthus sp</i>	549
OCHNACEAE	<i>Cespedezia macrophylla</i>	259.77
OLACACEA	<i>Heisteda scandens</i>	42.1
PALMAE	<i>Oenocarpus mapora</i>	xxx
PALMAE	<i>Geonoma cuniata</i>	900
PIPERACEAE	<i>Piper sp</i>	xxx
POLYGONACEAE	<i>Coccoloba parimensis</i>	114.27
RHIZOPHORACEAE	<i>Cassipourea elliptica</i>	82.69
ROSACEAE	<i>Hirtella racemosa</i>	71.86
RUBIACEAE	<i>Cephaelis tomentosa</i>	660.55
RUBIACEAE	<i>Amaioua sp</i>	xxx
RUBIACEAE	<i>Pentagonia macrofila</i>	202.87
RUBIACEAE	<i>Psychotria chagresis</i>	xxx
SAPINDACEAE	<i>Paullinia sp</i>	565.82
SAPOTACEAE	<i>Manilkara bidentata</i>	87.5
VOCHYSACEAE	<i>Vochysia ferruginea</i>	102.35
	<i>Henrieta qucosa</i>	92.39

**PLANTAS DEL SOTOBOSQUE DE SHERMAN (continuación)**

	<i>Chondodendrum o Toxicodendrum</i>	78.72
<b>STERCULIACEAE</b>	<i>Theobroma bernoulli</i>	88.19
	<i>Aurotea sp</i>	35.86
<b>MYSINACEAE</b>	<i>Ardicia bartletti</i>	27.7
<b>ANACARDIACEAE</b>	<i>Tapirira guianensis</i>	152.87
<b>SAPOTACEAE</b>	<i>Manilkara zapota</i>	213.2
<b>BURCERACEAE</b>	<i>Protium panamensis</i>	143.79
	<b>TOTAL</b>	<b>10480.14</b>

**PLANTAS DEL DOSEL DE SHERMAN**

<b>FAMILIA</b>	<b>ESPECIES</b>	<b>A. FOLIAR (cm²)</b>
ANACARDIACEAE	<i>Tapirira guianensis</i>	40.22
ANNONACEAE	<i>Guateria demeterum</i>	225.9
APOCYNACEAE	<i>Aspidosperma cruenta</i>	46.95
APOCYNACEAE	<i>Tabernaemontana arborea</i>	45.37
APOCYNACEAE	<i>Forsteronia viridis</i>	xxx
ARACEAE	<i>Philodendrom pterotum</i>	xxx
ARACEAE	<i>Philodendrom radiatum</i>	xxx
BIGNONIACEAE	<i>Jacarandasp</i>	52.75
BIGNONIACEAE	<i>Arrabideasp</i>	77.33
BORAGINACEAE	<i>Cordia bicolor</i>	37.23
BURSERACEAE	<i>Protium panamense</i>	93.53
BURSERACEAE	<i>Trattinickia aspera</i>	64.85
CLUSIACEAE	<i>Mania laxiflora</i>	77.22
CLUSIACEAE	<i>Clusia sp</i>	34.33
CLUSIACEAE	<i>Calophyllum longifolium</i>	51.89
CLUSIACEAE	<i>Tovomita longifolia</i>	xxx
CLUSIACEAE	<i>Tovomita sp</i>	xxx
CLUSIACEAE	<i>Havetiopsis flexilis</i>	17.13
CLUSIACEAE	<i>Viola serbifera</i>	122.35
COMPOSITAE	<i>Mikania legiostachia</i>	xxx
CÓNVOLVULACEAE	<i>Maripa panamensis</i>	40.2
DILLENACEAE	<i>Dolichocarpus multiflorus</i>	xxx
EUPHORBIACEAE	<i>Pera arborea</i>	24.79
HIPPOCRATACEAE	<i>Tontelea drichardii</i>	xxx
LAURACEAE	<i>Ocotea ira</i>	149.65
LEGUMINOSA	<i>Tachigalia versicolor</i>	1537.99
LEGUMINOSA	<i>Dussia munda</i>	xxx
LEGUMINOSA	<i>Lonchocarpus longifolium</i>	129.65
LEGUMINOSA	<i>Inga peizifera</i>	276.3
LEGUMINOSA	<i>Dussia sp</i>	7.94
LEGUMINOSA	<i>Inga cocloeensis</i>	224.39
MALPIGHIACEAE	<i>Hiraea guapara</i>	56
MELASTOMATACEAE	<i>Miconia sp.</i>	xxx
MELIACEA	<i>Carapa guianensis</i>	xxx
MORACEAE	<i>Pourouma bicolor</i>	425.96
MORACEAE	<i>Cecropia sp</i>	744.87
MORACEAE	<i>Poulsenia armata</i>	125.51
MORACEAE	<i>Brosimum utile</i>	31.54
MORACEAE	<i>Perebea xanthochyma</i>	534.35
MORACEAE	<i>Ficus nymphaeaeifolia</i>	269.73
MYRISTICACEAE	<i>Viola sp</i>	264.9
OCHNACEAE	<i>Cespedezia macrophylla</i>	221.33
PALMAE	<i>Palma sp</i>	161.53
PIPERACEAE	<i>Piper sp</i>	xxx
RHIZOPHORACEAE	<i>Casipourea elliptica</i>	9.03
ROSACEAE	<i>Licania hypoleuca</i>	xxx
ROSACEAE	<i>Maranthes panamensis</i>	xxx
RUBIACEAE	<i>Tocoyena pittieri</i>	148.38

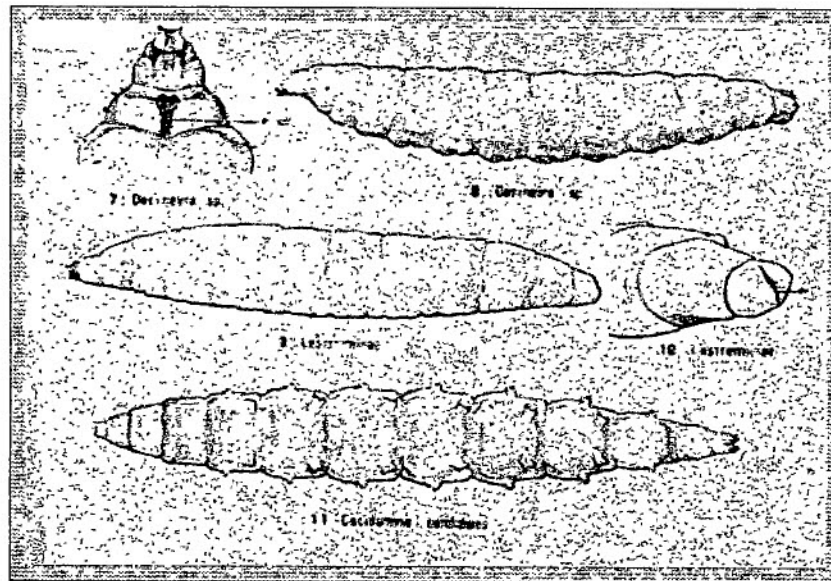
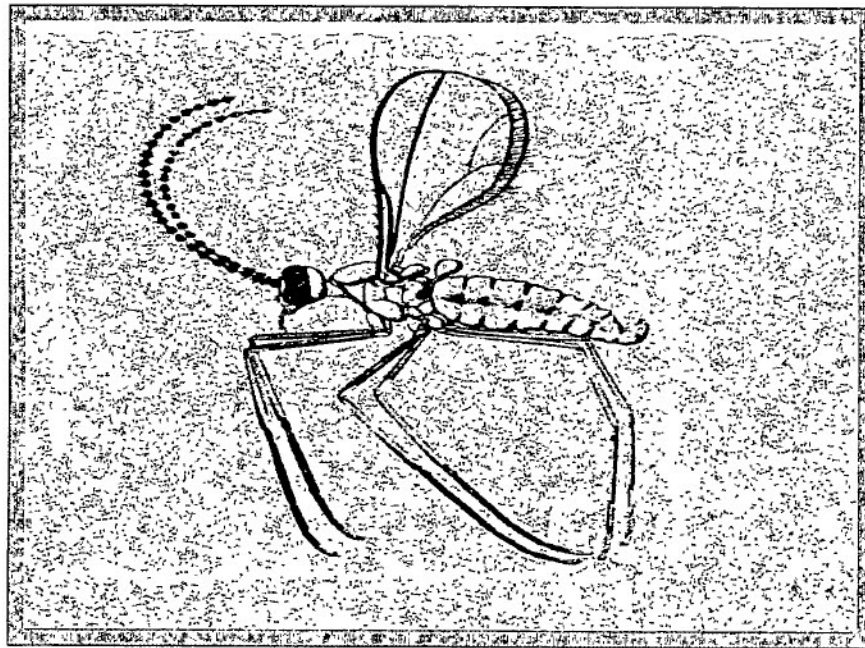


**PLANTAS DEL DOSEL DE SHERMAN (CONTINUACIÓN)**

SAPINDACEAE	<i>Matayba apetala</i>	99.24
SAPINDACEAE	<i>Paullina sp</i>	xxx
SAPOTACEAE	<i>Manilkara bidentata</i>	55.71
SIMARUBACEAE	<i>Simarouba amara</i>	77.41
TILIACEAE	<i>Trichospermum longifolia</i>	xxx
TILIACEAE	<i>Apeiba membranacea</i>	44.64
VOCHYSIACEAE	<i>Vochysia ferruginea</i>	14.38
APOCYNACEAE	492	61.71
MELIACEAE	<i>Guarea sp</i>	282.25
	<b>TOTAL</b>	<b>7006.43</b>

**ANEXO III**

**ADULTO Y LARVA DE LA FAMILIA CECIDOMYIIDAE**



**Fig. 122** Adulto y larva de la familia Cecidomyiidae